

LEÇONS

SUR L'HISTOLOGIE DU

SYSTÈME NERVEUX

I

MÊME LIBRAIRIE

TRAITÉ TECHNIQUE

D'HISTOLOGIE

PAR

L. RANVIER

Professeur d'anatomie générale au Collége de France

1 VOLUME GRAND IN-8 DE 1000 PAGES

avec gravures dans le texte.

Typographie Lahure, rue de Fleurus, 9, à Paris.

LEÇONS
SUR L'HISTOLOGIE
DU
SYSTÈME NERVEUX

PAR

M. L. RANVIER

PROFESSEUR D'ANATOMIE GÉNÉRALE AU COLLÉGE DE FRANCE

RECUEILLIES

PAR M. ED. WEBER

PRÉPARATEUR DU COURS

TOME PREMIER

PARIS

LIBRAIRIE F. SAVY

77, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 77

1878

AVANT-PROPOS

Ces deux volumes contiennent les leçons que j'ai faites pendant l'année scolaire 1876-1877.

Ceux qui les ont suivies comprendront le but que je me suis proposé en les publiant; ce n'est pas pour eux que j'écris ces quelques lignes.

Mais il en est d'autres qui, par suite de leurs occupations ou de l'éloignement, n'ont pas pu assister à mon cours, tout en en ayant le désir. Il importe qu'ils soient renseignés.

Je leur dirai d'abord qu'au Collége de France l'enseignement de l'anatomie générale est une émanation de la chaire de médecine, dans laquelle il a été compris durant quelques années.

M. Claude Bernard est mon maître. J'ai adopté

sa manière de faire, et, fidèle à la tradition qu'il m'a transmise, j'accorde une importance toute spéciale aux procédés de recherches; je m'attache à bien montrer les faits, et c'est seulement après les avoir décrits que je les groupe pour en faire ressortir la signification.

C'est en cela que consiste l'enseignement selon la méthode expérimentale, et tel qu'il est pratiqué depuis longtemps pour les sciences physiques.

Il est inutile d'insister sur les difficultés de ce mode d'enseignement; je dois pourtant prévenir le lecteur qu'il entraîne à des longueurs et à des redites qui ne seraient pas permises dans un exposé didactique, mais que j'ai dû laisser subsister ici. Il fallait même conserver à ces leçons tout leur caractère, leur physionomie, pour ainsi dire; elles devaient dès lors être reproduites fidèlement. M. Éd. Weber, mon préparateur et mon ami, s'en est chargé Personne mieux que lui n'était capable de le faire; me secondant dans toutes mes recherches, m'assistant dans les démonstrations qui suivent chacune de mes conférences, il devait saisir ma pensée et la rendre d'une manière complète.

Cette publication emprunte une grande partie de sa valeur aux planches lithographiées qui l'accompagnent. Les dessins qui y sont reproduits ont

été faits à la chambre claire d'après les préparations histologiques les plus importantes qui, à la fin de chaque leçon, étaient placées sous les yeux des auditeurs. M. Karmanski, artiste dessinateur, a exécuté ce double travail avec un soin et une patience que je me plais à reconnaître.

L. R.

HISTOLOGIE

DU

SYSTÈME NERVEUX

PREMIÈRE LEÇON

(5 DÉCEMBRE 1876)

Propriétés générales du système nerveux.

Sensibilité et motricité. — Le mouvement est la réaction expérimentale de la sensibilité. — Éléments individualisés jouissant de ces propriétés sans trace de système nerveux : Globules blancs du sang. Étude de leurs mouvements dans une chambre humide, dans les vaisseaux sanguins. — Organes individualisés : Le cœur. — Différenciation du système nerveux dans la série animale. — L'amibe. — L'hydre : Cellules neuro-musculaires de Kleinenberg. — Cellules nerveuses différenciées. — Ganglions nerveux. — Le système nerveux central joue un rôle modérateur. — *Nutritivité.* — Les centres nerveux servent à la régulation de la nutrition.

MESSIEURS,

Le système nerveux se révèle à nous par deux propriétés essentielles, la motricité et la sensibilité. Il possède encore d'autres propriétés moins importantes en apparence, moins évidentes, et sur lesquelles nous aurons à revenir plus tard.

Nous ne connaissons d'abord la sensibilité que par l'observation que nous en faisons sur nous-mêmes. Nous pouvons répéter et modifier cette observation en provoquant,

en réveillant notre sensibilité, et nous faisons alors une *auto-expérience.*

En dehors de cette connaissance subjective, nous ne savons rien de la sensibilité comme telle. Chez les autres hommes et chez les animaux, nous la supposons semblable à celle que nous possédons, à cause de l'analogie des effets visibles que nous y constatons avec ceux qu'elle provoque chez nous. Ces effets, qui peuvent être très-variés, tels que des gestes, des cris, l'expression de douleur de la face ou l'attitude du corps, sont tous, quand on les considère dans leur ensemble, des mouvements.

Tantôt ce sont des mouvements proprement dits : l'animal que vous pincez à une patte déplace cette patte ou prend la fuite; tantôt c'est un cri, c'est-à-dire un mouvement de la cage thoracique et du larynx; tantôt aussi, à la suite de la douleur, il survient des changements de coloration d'une partie de la surface du corps ou du corps tout entier, ce sont des mouvements du sang ou des cellules pigmentaires; tantôt encore une modification du poli de cette surface, c'est un mouvement de la peau elle-même.

Si donc la réaction expérimentale de la sensibilité chez les animaux est toujours un mouvement, il convient, en entreprenant l'étude du système nerveux, de porter ses premières recherches sur les organes du mouvement, sur les muscles. Aussi le système musculaire a-t-il d'abord été l'objet de notre examen; nous nous en sommes occupés dans notre cours de l'année dernière.

Cette année-ci, nous nous proposons de continuer cette étude, d'entrer plus avant dans la question et de poursuivre avec vous l'analyse histologique du système nerveux. En suivant cet ordre logique, nous devons nous demander maintenant quels sont les rapports du nerf et du muscle; comment agit le nerf sur le muscle pour y déterminer la

contraction. Pour résoudre ce problème, il nous faudrait examiner tout d'abord la manière dont les nerfs se terminent dans les muscles. Mais cette recherche ne saurait être entreprise sans une connaissance exacte du nerf lui-même, et par conséquent le premier objet de notre étude sera la structure du nerf.

Avant de vous exposer le plan que nous allons suivre, permettez-moi de revenir sur les propriétés du système nerveux et d'insister encore sur les phénomènes de la motricité et de la sensibilité. Sur ce terrain, en effet, la physiologie a précédé l'anatomie. L'homme a souffert, il a éprouvé des jouissances, il a exécuté des mouvements, bien longtemps avant de savoir qu'il y a dans son organisme des parties affectées spécialement à ces fonctions.

Il convient même d'ajouter que ces fonctions essentielles, sensibilité et motricité, peuvent exister dans des organismes où jusqu'ici on n'a rien distingué qui ressemble à un système nerveux. Ces organismes élémentaires sont les amibes. Nous y reviendrons; mais, avant de descendre dans l'échelle des êtres organisés pour y chercher nos exemples, nous trouverons chez les animaux supérieurs, chez les vertébrés, et faisant partie intégrante de ces animaux, des organismes analogues de tous points aux amibes et se comportant de même. Ce sont, comme vous le savez, les *cellules lymphatiques* ou les globules blancs du sang.

Examinons d'un peu plus près ces éléments.

Les cellules lymphatiques des animaux à sang chaud présentent des mouvements caractéristiques, quand on les étudie à la température du corps de l'animal dont on les a extraites. Les cellules lymphatiques de la grenouille montrent les mêmes mouvements à la température ordinaire. On a pu se demander si ces mouvements sont bien des

mouvements physiologiques, déterminés par l'activité de la cellule, ou si ce ne seraient pas plutôt des mouvements d'ordre purement physique, analogues, par exemple, au mouvement brownien. Il suffit d'être témoin de l'activité des cellules lymphatiques pour se convaincre de la spontanéité de leurs mouvements. Quelques expériences vont même nous démontrer, de la manière la plus nette, que cette activité ne survient pas au hasard, qu'elle est intelligente jusqu'à un certain degré. Les prolongements que pousse la cellule se montrent sur les points où elle subit une irritation. La cellule perçoit donc l'excitation, elle est

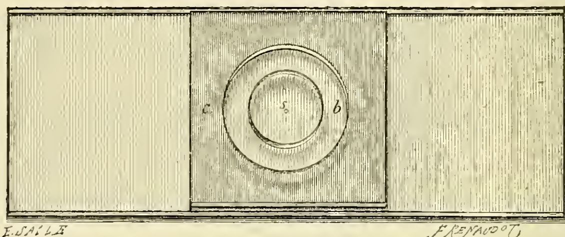


Fig. 1. — Chambre humide. — *s*, disque sur lequel on place les éléments et le liquide destinés à l'examen ; *b*, rigole contenant de l'air ; *c*, plaque sur laquelle reposent les bords de la lamelle.

sensible, et elle répond par la réaction caractéristique de la sensibilité, le mouvement.

Plaçons dans une chambre humide (fig. 1) (porte-objet spécial que vous connaissez tous) une goutte de lymphe recueillie dans le sac dorsal d'une grenouille. La couche de lymphe que nous allons examiner maintenant sera plus ou moins épaisse suivant la construction de l'appareil.

Supposons d'abord que son épaisseur soit un peu supérieure au diamètre d'un globule blanc, qu'elle mesure un à deux centièmes de millimètre.

A un grossissement de 400 ou 500 diamètres, nous ver-

rons les cellules lymphatiques les plus actives envoyer des prolongements au niveau des surfaces de verre, c'est-à-dire aux points où elles sont irritées par leur contact. Les prolongements qui naissent à la face inférieure de la cellule atteignent le disque de verre *s* (fig. 1), s'étalent à sa surface et s'y cramponnent. A la face supérieure de la cellule, il naît également des prolongements qui vont s'attacher à la lamelle recouvrante. Certaines de ces cellules paraissent ainsi fixées aux deux surfaces par les prolongements dont elles se hérissent à leur niveau, tandis que le reste de l'élément, suspendu entre elles, demeure lisse et régulier.

Si l'épaisseur de la couche de lymphe est plus considérable, on observera des cellules à différents niveaux, les unes immédiatement au-dessous de la lamelle recouvrante, les autres immédiatement au-dessus du disque de la chambre humide, d'autres enfin flottant dans le liquide de la préparation. Ces différentes cellules ne se comporteront pas toutes de la même façon. En général (je dis en général, parce que le fait n'est pas constant et que, par exemple, lorsque l'on vient de faire une préparation, toutes les cellules sont irritées), en général, les cellules qui flottent librement dans le liquide ont une forme arrondie, ou, si au début elles présentent des prolongements, ces prolongements rentrent bientôt dans le corps de la cellule, dès que l'irritation, qui les avait fait naître, a disparu. Mais bientôt un certain nombre d'entre elles, grâce à leur pesanteur spécifique, tombent à la surface du disque, et, dès qu'elles ont touché cette surface qui les irrite, elles poussent des prolongements. Ces prolongements deviennent de plus en plus longs et s'étendent sur la lame de verre, de telle sorte que la cellule tout entière finit par y être étalée sous la forme d'une lame de protoplasma très-mince.

Dans la couche supérieure de la préparation, les cellules

qui touchent la lamelle émettent des prolongements qui en atteignent la surface et s'y fixent; mais comme elles sont plus denses que le plasma dans lequel elles nagent, elles tendent à tomber, et on les observe suspendues à la lamelle par des bras plus ou moins nombreux, tandis qu'au-dessous leur corps flotte librement dans le liquide.

Une expérience d'un autre genre nous conduira à des observations analogues. Examinons, comme on le faisait déjà au siècle dernier, la circulation du sang dans des parties membraneuses, telles que la langue, la membrane interdigitale, le mésentère de la grenouille : nous y voyons que les globules blancs, au début de l'expérience, sont arrondis tant qu'ils circulent. Mais, qu'ils viennent à toucher la paroi du vaisseau, ils sont irrités et poussent des prolongements au point qui a été touché. Une fois fixés par l'un de ces prolongements, ce dernier devient plus épais, prend une base d'implantation plus large et adhère plus solidement à la tunique vasculaire.

A cet état, les globules blancs fixés à la paroi des vaisseaux où le sang circule prennent une forme constante; leur corps, déjeté par le courant du sang, se place comme un bateau le long des berges d'une rivière quand il est retenu par une amarre. Mais le prolongement n'en reste pas là. Grandissant de plus en plus, il finit par percer la membrane du vaisseau et entraîner au dehors la masse de la cellule.

C'est donc dans l'irritabilité, et, pour employer une expression plus exacte, dans la sensibilité des cellules lymphatiques qu'il faut chercher l'origine de la diapédèse.

Mais quelle est donc la structure de cette cellule, chez laquelle nous venons de reconnaître la sensibilité et de la motricité?

A l'état vivant, la cellule lymphatique est très-réfringente; elle ne paraît pas complétement homogène avec les

plus forts grossissements, bien qu'il soit impossible, dans la plupart d'entre elles, de distinguer une granulation dessinable. Je fais ici une réserve expresse pour un certain nombre de cellules lymphatiques qui possèdent dans leur intérieur un certain nombre de granulations assez grosses et parfaitement distinctes. A cet état, la forte réfringence de la cellule empêche de distinguer quoi que ce soit dans son intérieur. Dès qu'elle est morte, au contraire, il y apparaît un noyau; aussi ce noyau est-il manifesté par tous les réactifs qui tuent la cellule, l'alcool, l'acide acétique, etc.

Telle est la structure connue de la cellule lymphatique. Voilà donc un élément doué de sensibilité et de motricité, dans lequel il n'existe aucune partie que l'on puisse rattacher à un système nerveux. Cet élément ne reçoit pas non plus ces propriétés du système nerveux central. Il ne peut, en effet, avoir avec lui aucune connexion, puisqu'il est essentiellement migrateur, flottant tantôt dans le sang, tantôt dans le plasma des tissus. Tout en appartenant bien à notre organisme, puisqu'il en suit les lois générales, cet élément est donc indépendant du système central qui nous donne la motricité et la sensibilité, il est individualisé.

Si nous étudions de plus près, à ce point de vue, les différentes parties de l'organisme, nous rencontrerons non-seulement des éléments, mais des organes complexes relativement indépendants du système nerveux central. Si nous détachons, par exemple, le cœur de cette grenouille et que nous le placions isolé sur cette lame de liége, vous voyez que ce cœur continue à battre; il soulève le levier que nous lui faisons porter pour rendre ses battements plus apparents. Voilà donc non plus un élément, mais un organe très-complexe, dont la vie se manifeste d'une façon tout à fait indépendante du système nerveux central.

Nous pourrions vous montrer, par des expériences ana-

logues, qu'il en est de même pour l'estomac, pour l'intestin, etc., quand on les a séparés du reste de l'organisme. Leurs mouvements sont plus lents et moins apparents que ceux du cœur; mais, comme le cœur, ces organes continuent à se mouvoir, sont sensibles à l'action d'un excitant mécanique ou chimique, à la chaleur, à l'électricité.

Néanmoins, les organes ainsi individualisés ne sont pas indépendants du système nerveux central au même titre que la cellule lymphatique; ils sont en connexion avec ce système et sous sa domination. Le cœur continue de battre lorsqu'il est isolé; mais, dans l'organisme, ses battements s'accélèrent, se ralentissent ou se suspendent sous l'influence du système nerveux cérébro-spinal. L'action des émotions sur les battements du cœur est un fait banal; d'autre part, si l'on reprend l'expérience classique de Weber, si l'on excite le nerf pneumogastrique, le cœur s'arrête. Ces observations, choisies entre un très-grand nombre d'autres, démontrent donc que le cœur, bien que constituant un organe individualisé, n'est pas complétement indépendant de l'action du système nerveux central.

Mais revenons aux éléments proprement dits. Nous en avons étudié le type le plus indépendant du système nerveux, et par conséquent le mieux individualisé. A l'autre extrémité de la série, nous trouverons le faisceau musculaire strié; cet élément peut être considéré comme l'esclave du système nerveux central, c'est-à-dire que toute fonction paraît y avoir disparu devant celle de se contracter quand il en reçoit l'ordre. Entre ces deux extrêmes, il y a toute une série d'intermédiaires dont la vie est plus ou moins indépendante, dont l'existence individuelle est plus ou moins accusée.

Il est remarquable de voir que, plus un élément s'éloigne du type primitif que nous avons analysé en premier

lieu, de cette cellule lymphatique dans laquelle nous n'avons trouvé aucune organisation spéciale, plus il se spécialise, pour ainsi dire, dans un travail, et dans un travail que lui commande le système nerveux central, moins sa vie individuelle est accusée.

Ainsi la cellule lymphatique, il est facile de le reconnaître, se nourrit et sécrète, sent et se meut; elle a toutes les propriétés d'un animal complet. Mais, dans une cellule plus spécialisée par sa fonction, les propriétés qui ne sont pas en rapport avec cette fonction n'existent plus que d'une façon latente.

Cette individualisation différente des éléments qui constituent l'organisme doit encore être considérée à un autre point de vue. Plus la vie d'un élément se confond avec celle de l'être tout entier, plus aussi il dépend de *la force qui maintient sa forme*. Je m'explique. Il y a dans l'organisme une force qui ne dépend pas du système nerveux, puisque le système nerveux lui-même y est soumis, force qui maintient la forme de l'animal. Cette force, et j'entends le mot force dans le sens des physiciens, appartient non-seulement à l'animal, mais à l'espèce. On se demande même aujourd'hui, comme vous le savez, si cette force qui maintient la forme est constante ou si elle est variable.

Les différents éléments de l'organisme lui sont soumis, mais à des degrés différents. Ils en dépendent d'autant plus qu'ils sont plus élevés en organisation. C'est ainsi que la cellule lymphatique, qui représente le degré le plus inférieur, est jusqu'à un certain point indépendante de la force qui maintient la forme du corps tout entier; elle est fixée ou en migration, circule dans un vaisseau ou s'arrête dans un tissu, sans avoir un rôle bien précis dans la forme de l'être. Le faisceau musculaire, au contraire, est absolument dépendant de la force dont nous parlons; il se développe dans

la situation, avec le volume et avec la structure que lui commande la forme génerale de l'animal auquel il appartient.

Les éléments élevés en organisation possèdent donc et une forme et une fonction spéciale bien définies. Néanmoins, ils participent encore jusqu'à un certain point aux propriétés générales que nous avons reconnues aux éléments les plus inférieurs. Ainsi, le faisceau musculaire strié, comme j'ai eu l'occasion de vous le montrer dans mon cours de l'année dernière, possède encore des traces d'une vie individuelle analogue à celle de la cellule lymphatique : il est sensible, il se nourrit, il respire, mais une de ses propriétés, la contractilité, s'est développée au point de masquer toutes les autres. Il faut une observation attentive pour les reconnaître chez lui.

Ce phénomène, ce développement prédominant dans un élément de l'une des propriétés qui sont communes à tous, rentre dans ce que les embryologistes et les zoologistes, considérant les êtres vivants entiers, ont désigné sous le nom de *différenciation.*

Nous venons de voir que la cellule lymphatique est à peine différenciée, tandis que le faisceau musculaire l'est beaucoup, et nous avons considéré les éléments d'un vertébré suivant qu'ils étaient indépendants, non différenciés, ou suivant qu'ils étaient différenciés de telle façon que leur individualité paraissait absorbée tout entière par une propriété prédominante, destinée à l'exercice d'une fonction.

Étudions maintenant, pour mieux nous en rendre compte, cette différenciation dans la série animale.

Je vous disais au début de cette leçon qu'il est des animaux inférieurs semblables aux globules blancs du sang, aux cellules lymphatiques, et dans lesquels on ne peut trou-

ver aucune trace d'une différenciation organique. Chez ces animaux, les amibes, toutes les propriétés de l'être vivant sont confondues dans un seul organe, une masse de protoplasma munie d'un noyau. Cet être, dont la constitution est si simple, possède la sensibilité et la motricité telles que nous les avons constatées dans les cellules lymphatiques. On retrouve, par conséquent, chez lui toutes les propriétés qui existent chez les animaux supérieurs, et cela sans aucun indice qu'il possède des organes différenciés pour les différentes fonctions.

La première différenciation du système nerveux et du système musculaire se montre chez l'hydre d'eau douce.

L'hydre est un animal dont la constitution est très-simple, mais néanmoins bien plus compliquée que celle de l'amibe. Je ne vous parlerai pas de sa forme générale; le dessin que je vous en présente vous suffira pour vous en rendre compte. Cet animal est contractile, il peut diminuer la longueur du tube qui le constitue et le recourber en divers sens. Ce tube est composé de trois couches distinctes, qu'on a l'habitude aujourd'hui de comparer aux trois feuillets de l'embryon et que l'on nomme pour cette raison l'ectoderme, le mésoderme et l'endoderme. L'ectoderme, qui correspond au feuillet corné de l'embryon, est constitué par des cellules volumineuses, qui contiennent un noyau; l'endoderme est formé par des cellules plus volumineuses encore, sur lesquelles je n'ai pas à insister ici. Entre ces deux couches cellulaires se trouve le mésoderme qui est d'apparence fibreuse, mais qui, en réalité, est musculaire.

Kleinenberg[1], en isolant les éléments des différentes couches de l'hydre après macération de l'animal dans l'acide

[1] Kleinenberg, *Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung*. Leipzig, 1872.

acétique faible, a vu que les cellules extérieures, les cellules de l'ectoderme, présentent à leur extrémité profonde des prolongements qui ne sont autre chose que les fibres musculaires du mésoderme[1]. Les fibres du mésoderme font donc partie intégrante des cellules de l'ectoderme; leur ensemble constitue des cellules particulières que Kleinenberg a nommées *neuro-musculaires*, en considérant le double rôle qu'elles sont appelées à remplir, ou, si vous aimez mieux, les deux propriétés qu'elles possèdent. Ce nom même n'est pas suffisant; pour être complet, il devrait indiquer aussi que ces cellules sont épithéliales. En un mot nous avons ici une cellule qui est à la fois épithéliale, puisqu'elle fait partie du tégument de l'animal, nerveuse sensitive, nerveuse motrice, et enfin musculaire par ses prolongements. Comme vous le voyez, voilà une première différenciation: une partie capable de se mouvoir se sépare des autres; c'est la différenciation dans le même élément histologique.

Poursuivons cette étude en remontant dans la série animale.

Nous rencontrerons des animaux qui ne possèdent pas de système nerveux central, et qui sont les analogues de ce cœur isolé de grenouille que vous voyez fonctionner.

Ces animaux sont très-nombreux. Chez eux la cellule nerveuse, distincte de la cellule épithéliale, distincte aussi de la cellule musculaire, en un mot complétement différenciée, est logée dans le tissu connectif. Tantôt elle y est isolée,

[1] En employant l'acide acétique dans les conditions qui ont été indiquées par Kleinenberg, je ne suis pas arrivé à isoler d'une manière convenable les cellules neuro-musculaires de l'hydre d'eau douce. Mais, en laissant séjourner l'animal pendant 24 heures dans le sérum faiblement iodé, les éléments se dissocient ensuite facilement. En les colorant au moyen du picrocarminate, auquel j'ai substitué ensuite de la glycérine avec une grande lenteur, j'ai obtenu des préparations très-démonstratives et persistantes.

La fig. 1, pl. I, représente les cellules neuro-musculaires et les cellules de l'endoderme isolées et conservées au moyen de cette méthode.

tantôt elle se réunit à d'autres cellules semblables pour former des ganglions.

Comparée à ce que nous venons de décrire chez l'hydre, cette disposition constitue un second degré de la différenciation. Ainsi, la première différenciation, celle qui correspond à la cellule neuro-musculaire, peut être représentée par le schéma suivant :



Fig. 2. — Schéma n° 1. — Cellule neuro-musculaire de l'hydre.

Dans cet élément, les prolongements musculaires qui

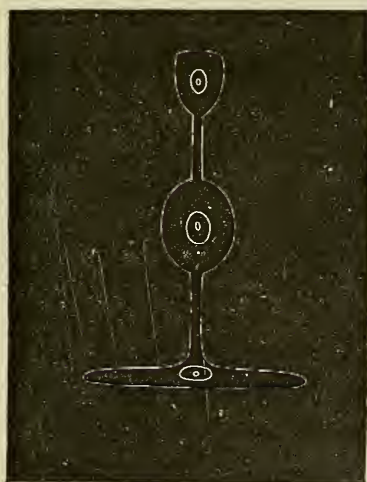


Fig. 3. — Schéma n° 2.

naissent de la cellule ne sont pas complétement individualisés; *ils ne possèdent pas de noyau.*

Le second degré de différenciation est représenté par le schéma n° 2 ; la cellule nerveuse est séparée de la cellule épithéliale sensitive, *et la fibre musculaire a un noyau distinct.*

Le schéma n° 3 représente une différenciation plus complète. La cellule nerveuse elle-même se différencie en cellule nerveuse sensitive et cellule nerveuse motrice, de sorte

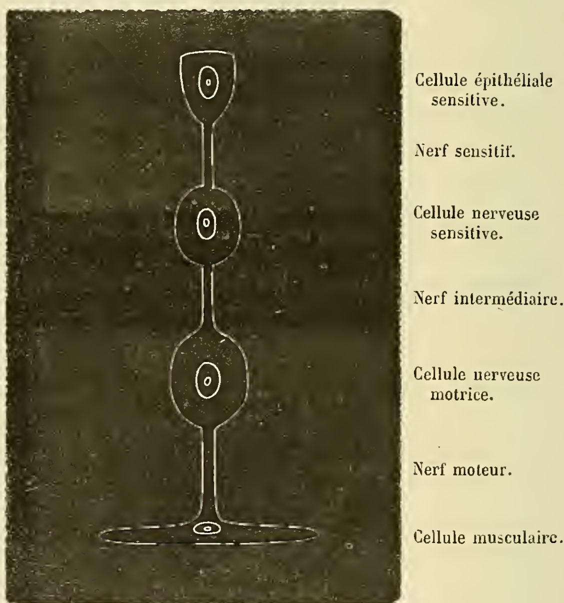


Fig. 4. — Schéma n° 3.

que nous avons quatre éléments : la cellule épithéliale sensitive, la cellule nerveuse sensitive, la cellule nerveuse motrice et la cellule musculaire.

Vous ne trouverez dans l'organisme d'aucun animal une disposition aussi simple, aussi facile à observer que celle que vous représente ce dernier schéma. Mais si les nerfs qui relient les différents éléments cellulaires sont plus ou

moins longs, plus ou moins ramifiés, si leur trajet est plus ou moins tortueux, le schéma n'en est pas moins à conserver. Dans l'état actuel de nos connaissances, ces schémas suffisent; nous verrons par la suite s'ils correspondent bien à la vérité, ou si nous devons les modifier.

Lorsque la cellule nerveuse différenciée de la cellule épithéliale est logée dans le tissu conjonctif, le plus souvent, mais pas toujours, il s'ajoute à elle, ainsi que je vous l'ai déjà dit, une ou plusieurs autres cellules semblables; en d'autres termes, ces cellules se groupent pour former des ganglions nerveux. Elles portent indifféremment pour cette raison le nom de cellules nerveuses ou de cellules ganglionnaires. Ce dernier nom est moins usité en France, parce que nous appelons aussi ganglions ce que dans les autres pays on appelle *glandes* lymphatiques; le nom de cellules ganglionnaires pourrait donc prêter chez nous à confusion.

Les ganglions nerveux que forment ces groupes de cellules sont eux-mêmes dispersés dans tout l'organisme, ou bien un certain nombre d'entre eux, acquérant un volume considérable, se fusionnent pour constituer des organes centraux. C'est là une différenciation très-élevée, qui commence chez les mollusques supérieurs et qui existe chez tous les vertébrés. Quand elle s'est produite, il y a un système nerveux central, tenant sous sa direction les organes ou les groupes ganglionnaires qui leur appartiennent.

Je ne veux pas quitter ce sujet sans poser du moins la question intéressante qu'il soulève. Quels sont les rapports qui existent entre les centres nerveux et les organes qu'ils régissent

Considérons une cellule nerveuse motrice, son prolongement cylindraxile qui devient bientôt un tube nerveux, et le faisceau musculaire primitif auquel il se rend. Coupons le nerf : le muscle est paralysé; il n'appartient plus

à l'animal de le faire mouvoir. Irritons, par un agent quelconque, l'électricité, la chaleur, une action chimique ou mécanique, le segment périphérique du nerf sectionné, et nous verrons le muscle entrer en contraction.

Si nous faisons porter l'expérience sur la glande sous-maxillaire et la corde du tympan, nous observons un phénomène analogue. Après la section de la corde, l'irritation de son bout périphérique détermine une abondante sécrétion de salive.

L'excitation portée sur le bout périphérique d'un nerf sectionné a donc pu remplacer l'action du système nerveux central. Nous pouvons en conclure que les centres nerveux agissent sur les organes pour les mettre en activité, comme le ferait un excitant.

Nous devons ici nous demander comment le système nerveux arrive à modérer son excitation à la dose suffisante, comment, par exemple, est si bien équilibrée l'excitation donnant lieu aux mouvements si précis, si limités, si réglés de la langue et du larynx qui produisent la parole.

J'espère vous démontrer que cet équilibre est le résultat de l'action combinée de plusieurs forces. Il est probable en effet que le nerf provient de plusieurs cellules nerveuses, et transmet à l'appareil moteur une résultante des forces envoyées par chacune de ces cellules. L'équilibre s'établirait ainsi dans les organismes comme dans le monde extérieur par l'action de plusieurs forces qui se font contrepoids.

Je connais certains faits qui parlent en faveur de cette théorie; nous en trouverons sans doute encore d'autres. En voici un qui est bien connu et qui montre le rôle équilibrateur du système nerveux.

Sur cette grenouille que je vous présente ici, nous avons coupé en travers la moelle épinière à sa partie supérieure,

et nous avons ainsi supprimé l'influence du cerveau sur le corps de l'animal. Vous pouvez remarquer qu'à l'excitation la plus légère de son tégument cet animal répond par des mouvements énergiques. On en a conclu que le cerveau exerce une action modératrice sur la moelle épinière. Sans entrer dans la discussion de la question, je vous signale simplement ce fait pour appuyer mon hypothèse.

J'arrive maintenant à une troisième propriété du système nerveux, qui nous a été révélée surtout par les recherches histologiques. C'est la régulation de la nutrition, la *nutritivité*.

Lorsqu'un nerf mixte a été coupé, il se produit, comme vous le savez, dans son segment périphérique une série de transformations, connues dans leur ensemble depuis le siècle dernier, mais bien étudiées surtout par Waller, et désignées sous le nom de dégénération. Ce fait seul suffit à prouver que le système nerveux central règle la nutrition du nerf.

Jusqu'à présent, on a cru que ces transformations étaient vraiment une dégénération, et par ce nom on entendait un processus analogue à celui que produiraient la gangrène, la nécrose, ou, pour prendre un mot plus récent et plus exact, la nécrobiose. Il n'en est rien. J'ai exprimé mon opinion à ce sujet, il y a quelques années. Cette opinion a été combattue par plusieurs auteurs, mais je la crois exacte, et je compte bien vous le démontrer bientôt.

Voici comment les choses se passent. Lorsqu'un nerf a été coupé, la régulation de la nutrition étant supprimée dans la partie qui est séparée du système nerveux central, les éléments nombreux dont se compose le nerf sont abandonnés à leur activité propre. Or, ces éléments sont loin

d'avoir tous la même dignité; les uns sont très-voisins des cellules lymphatiques, les autres, au contraire, occupent un rang très-élevé dans l'organisme. Dans cette sorte de lutte pour l'existence que ces éléments divers vont engager les uns avec les autres, ce seront les plus voisins de l'état primitif qui seront les plus avantagés. A peu près indépendants du système nerveux, individualisés et complets, la section du nerf dont ils font partie n'apportera presque aucun trouble dans leur existence, et les laissera pour ainsi dire en possession de toutes leurs propriétés. Les éléments les plus différenciés au contraire, les plus élevés dans l'organisme, n'ont plus guère, comme nous l'avons vu, qu'une propriété prédominante, toutes les autres y étant à peu près supprimées. La section du nerf met à néant cette propriété et, par suite, la prépondérance de ces éléments. Ils seront donc facilement envahis et mangés par les éléments qui sont le plus voisins de l'état primitif.

C'est à peu près ce qui se passe chez les hommes dans la lutte pour l'existence. Ce ne sont pas ceux chez qui le système nerveux est arrivé à un haut degré de perfectionnement qui l'emportent. L'exaltation des sentiments et de la raison, ce qui fait produire des œuvres d'art et de science, n'est pas avantageux dans cette lutte. Ce qui l'emporte, ce sont les qualités du paysan du Danube, la force brutale au service d'un gros bon sens.

Les hypothèses que je viens de formuler sont fondées sur les connaissances que j'ai puisées dans les auteurs ou que j'ai acquises par mes recherches personnelles.

Nous allons maintenant nous mettre au travail. Fidèle à la tradition du Collége de France, je vous ferai assister à mes recherches et à mes expériences. Suivant les faits que nous aurons observés, nous verrons à modifier, à élargir ou à transformer, peut-être même à renverser complète-

ment nos premières hypothèses. Mais ces hypothèses nous sont nécessaires au début, aussi nécessaires qu'une ébauche l'est à l'artiste. Il faut partir d'une idée pour aller à la découverte.

Du reste, l'histologie du système nerveux est à l'état encore tout à fait rudimentaire ; loin de constituer un ensemble quelconque, elle n'a pas même une base solide qui lui servirait de point de départ. Les hypothèses, les théories que l'on a construites, celles que l'on construit encore tous les jours dans ce domaine, ressemblent à des maisons bâties sur un terrain fangeux : elles s'écroulent les unes après les autres ; mais il ne faudrait pas croire pour cela qu'elles sont inutiles. Tous leurs matériaux, tous les faits sur lesquels elles se sont appuyées, n'en sont pas moins demeurés, et ils servent à consolider le terrain. Il faut nous remettre à l'œuvre et reconstruire à nouveau. C'est un travail incessant qui demande de grands efforts ; peut-être un jour viendra où l'édifice sera complet. A ce moment, on aura oublié les ouvriers modestes de la première heure ; mais qu'importe? L'humanité aura fait un pas.

DEUXIÈME LEÇON

(7 DÉCEMBRE 1876)

Tubes nerveux à myéline.

PLAN DU COURS.

NERFS PÉRIPHÉRIQUES. — Nerfs sans myéline. — Nerfs à myéline.

NERFS A MYÉLINE. — Aspect moiré qu'ils présentent à l'œil nu. — Opinion des anatomistes anciens sur la cause de cet aspect. — Expériences à ce sujet : L'apparence nacrée disparaît par l'extension : elle n'est pas due à des plis de la gaîne, mais à une disposition en zigzag des tubes nerveux. — Première notion de la structure du nerf : La masse blanche extraite d'un faisceau nerveux et agitée dans l'eau se sépare en un chevelu très-fin. — Observation de Leeuwenhoek. Il a découvert la fibre nerveuse. — Conception ancienne sur la structure des nerfs. Leur nature globulaire admise par Bichat et Dutrochet. — Distinction des fibres nerveuses à myéline et des fibres sans myéline.

Fibre nerveuse à myéline. — Historique : Remak, Schwann, Henle. — Étude histologique : *Examen dans l'eau.* — Précautions à prendre pour ne pas altérer les éléments. — Filaments et boules de myéline. — L'eau ne coagule pas la myéline, elle la gonfle. — Plis de la gaîne de Schwann à l'extrémité sectionnée. Hypothèses sur la cause de l'issue de la myéline à cette extrémité. — La myéline n'est pas continue dans la longueur du tube nerveux. — Étranglements annulaires. Pénétration de l'eau au niveau des étranglements.

MESSIEURS,

A la fin de la dernière leçon, il me restait, avant d'entrer en plein dans notre sujet, à vous donner le plan du cours de cette année, c'est-à-dire à vous indiquer l'ordre

que je me propose de suivre dans l'exposé de l'histologie du système nerveux.

Vous avez vu, d'après ce que je vous ai dit, quel est l'ordre physiologique qui s'imposerait à nous. Comme le système nerveux se révèle d'abord par des mouvements, il était logique d'étudier en premier lieu l'organe du mouvement par excellence, le muscle; nous l'avons fait dans notre cours de l'année dernière. Après cette étude, nous devrions entreprendre celle de la terminaison des nerfs dans les muscles. Je vous ai expliqué pourquoi nous ne pouvons pas suivre cette marche logique : en effet, avant d'examiner la terminaison du nerf dans l'organe moteur, il est important de connaître bien le nerf lui-même. Les nécessités anatomiques nous obligent donc ici d'abandonner l'ordre physiologique, et de commencer l'analyse du système nerveux par l'étude du nerf.

Nous étudierons dans le nerf les éléments qui le composent, c'est-à-dire sa structure, et le groupement de ces éléments, c'est-à-dire sa texture; nous y ajouterons l'examen des modifications qui surviennent dans un nerf que l'on a sectionné transversalement. Ces modifications présentent en effet un intérêt tout particulier, et jettent de la lumière sur certains points obscurs de la structure normale du nerf.

Après cette étude du tube nerveux, du nerf, des modifications du nerf sectionné, nous pourrons revenir à la terminaison des nerfs dans les organes moteurs.

On doit distinguer, suivant les organes auxquels ils se rendent, trois espèces de nerfs moteurs : les nerfs moteurs musculaires, qui président au mouvement; les nerfs moteurs électriques, qui, au lieu de déterminer une contraction, amènent la production de décharges électriques; enfin, en troisième lieu, les nerfs moteurs glandulaires. Vous

savez que, lorsque l'on excite un nerf glandulaire, on détermine le fonctionnement de la glande à laquelle il se rend; de même qu'en excitant le nerf sciatique on fait mouvoir la jambe, ou en excitant le nerf électrique, on amène la production de décharges électriques.

Les organes électriques, les muscles, les glandes peuvent donc être considérés comme possédant des terminaisons nerveuses motrices, et il convient de les rapprocher dans l'étude que nous allons faire de ces terminaisons.

Nous commencerons par celles des nerfs moteurs électriques, parce qu'elles sont les mieux connues; du reste, la question est à l'ordre du jour, et dans ces derniers temps elle a soulevé des discussions. Nous ferons à ce sujet une critique des différentes opinions qui ont été émises par les histologistes, en nous fondant sur nos recherches personnelles.

Ensuite nous étudierons les terminaisons des nerfs dans les muscles *volontaires*. Si par ce dernier mot nous limitons notre sujet, c'est parce que les muscles involontaires appartiennent à des organes plus ou moins individualisés comme le cœur, l'estomac, etc., et possédant dès lors des centres nerveux particuliers. L'étude des terminaisons nerveuses dans ces organes, qui est par conséquent beaucoup plus complexe, puisqu'elle se rattache à celle des ganglions nerveux auxquels on donne à juste titre le nom de centres nerveux périphériques, viendra immédiatement après.

Enfin, nous nous occuperons des terminaisons motrices dans les glandes. Sur ce point, nous sommes encore dans une ignorance complète. Diverses opinions ont été avancées, il est vrai, par quelques histologistes, mais sans preuves suffisantes. Nous aurons à discuter ces opinions et à les critiquer, en nous servant à cet effet soit d'expériences

physiologiques, soit d'observations histologiques. Nous verrons ce que l'on sait de positif sur ce point de la science.

Après ces recherches sur les terminaisons motrices des nerfs, il faudrait, pour rester dans l'ordre physiologique, porter nos études sur l'origine des nerfs moteurs dans les centres nerveux. Mais une difficulté capitale nous empêche de suivre cette marche. Dans tous les nerfs, dans tous les troncs nerveux périphériques, les fibres motrices se trouvent mêlées aux fibres sensitives et jusqu'à présent il a été absolument impossible de les distinguer les unes des autres. Je sais bien que quelques auteurs ont émis un avis différent; mais les ouvrages dans lesquels ils ont prétendu reconnaître au microscope la fibre motrice et la fibre sensitive sont déjà anciens, et à mon avis leur opinion ne repose sur aucun fondement.

Il n'est donc pas possible de suivre ici l'ordre qu'indique la physiologie. Immédiatement après les terminaisons motrices, nous nous occuperons des terminaisons sensitives. Nous serons d'autant plus justifiés d'agir de la sorte que ces terminaisons s'étudient au moyen des mêmes méthodes, ou du moins à l'aide de procédés analogues. Nous aurons à examiner successivement les terminaisons nerveuses dans les organes du tact, dans les corpuscules de Pacini et dans les corpuscules de Krause; puis les terminaisons dans les organes des sens. Les nerfs des sens proprement dits présentent quelques particularités; nous en parlerons à propos des organes auxquels ils appartiennent.

Après avoir ainsi passé en revue toutes les terminaisons nerveuses, nous aurons à étudier la structure des organes ganglionnaires. Dans ce domaine, nous nous occuperons d'abord des ganglions proprement dits répandus dans tout le corps; puis des ganglions qui composent le système nerveux sympathique, auquel on a donné pour cette raison le nom de système nerveux ganglionnaire; ensuite nous

examinerons les ganglions spinaux et les ganglions cérébraux.

L'étude des ganglions nous amènera à celle de la moelle épinière ; nous aurons à examiner l'union des nerfs avec la moelle, la disposition de ses enveloppes, etc. Enfin, nous arriverons au cerveau.

Vous voyez que le programme est vaste ; je ne sais si nous pourrons le remplir complétement, car il exige des recherches longues et nombreuses ; nous irons aussi vite que possible, mais sans laisser de côté aucune des questions importantes.

Nous insisterons surtout sur les méthodes. Aucun sujet n'est aussi favorable que celui dont nous allons nous occuper pour montrer que les progrès dans notre science dépendent presque entièrement de la technique.

J'aborde maintenant l'étude histologique des nerfs et je commence par l'examen des troncs nerveux.

On rencontre dans l'organisme deux espèces de troncs nerveux.

Les premiers sont des cordons transparents, d'apparence homogène. Ce sont les seuls qui existent chez les invertébrés. Chez les vertébrés, parmi les nerfs cérébro-spinaux, le nerf olfactif seul appartient à cette espèce ; mais tous les cordons nerveux du grand sympathique se rapprochent plus ou moins de ce type.

Les seconds sont les nerfs à myéline. Ce sont ces derniers dont il va d'abord être question. Ils sont blancs, plus ou moins opaques, chatoyants et miroitants comme de la moire. On est frappé de cet aspect lorsque l'on examine à

l'œil nu ou à la loupe un de ces nerfs en place ou bien enlevé et disposé sur une table ou sur une lame de verre.

Il y a longtemps du reste que les anatomistes ont signalé cet aspect et qu'ils en discutent la cause. Molinelli[1] crut reconnaître qu'il dépend d'une disposition anatomique fixe et soutint que le nerf est divisé transversalement par des cloisons, qui, dans son intérieur, limiteraient une série de cellules. Fontana[2] réfuta cette opinion, et prétendit que l'aspect nacré est dû à de simples plis sur lesquels la lumière se reflète d'une façon variée. Il établit sa manière de voir, qui est exacte, par des expériences analogues à celles que nous allons faire.

Il est facile de reconnaître que le nerf ne présente cet aspect chatoyant que lorsqu'il n'est pas tendu. Dès qu'on le soumet à l'extension, il paraît complétement homogène. Voici comment il faut vous y prendre pour le constater. Chez une grenouille, dénudons le nerf sciatique : étendons la jambe sur la cuisse, et nous verrons que ce nerf a une apparence parfaitement homogène; fléchissons au contraire la jambe, et le nerf prendra l'aspect chatoyant.

On peut aussi faire l'expérience de la façon suivante. Un fragment du nerf sciatique étant excisé, nous attachons un fil à chacune de ses extrémités et nous le plaçons sur une lame de verre dans une goutte d'eau, de manière à pouvoir l'observer commodément avec une loupe de Brücke. Il présente des plis chatoyants (fig. 5, pl. I). Si alors, sans perdre de vue le nerf, nous tirons légèrement sur les fils attachés à ses extrémités de manière à le tendre, les plis disparaissent et le nerf devient homogène.

[1] Molinelli (1755), *Comment. Bonon.*, t. III, p. 282, cité d'après l'Encyclopédie anatomique de Bischoff et Henle, Trad. franç. de Jourdan, 1843, t. VII, p. 337.

[2] Fontana, *Traité du venin de la vipère*, t. II, p. 202.

Le moment n'est pas encore venu de vous donner une explication complète de cette apparence. Qu'il me suffise aujourd'hui de vous dire qu'elle ne tient pas à des plis que ferait l'enveloppe du nerf, mais à une disposition en zigzag que prennent les tubes nerveux dans son intérieur, lorsque cette enveloppe, par suite de son élasticité, est revenue sur elle-même.

Pour avoir une idée de la structure des nerfs, voici une première expérience à faire. Chez un chien ou chez un lapin, le nerf sciatique est dénudé. On voit alors qu'il se compose d'une grosse fibre ou mieux d'un gros faisceau, à côté duquel se montrent, en nombre variable suivant la région, des faisceaux plus petits. Coupons un tronçon de ce nerf; il sera facile, si le segment coupé n'est pas trop long, de séparer des autres le gros faisceau en se servant des doigts ou de la pince. On verra alors saillir au bout de ce faisceau une masse nerveuse; en la saisissant avec une pince, tandis qu'avec une seconde pince on maintiendra la gaîne à l'extrémité opposée, on arrivera sans peine à extraire toute la substance médullaire. Si elle est agitée ensuite dans un liquide, on la voit se séparer en un chevelu très-fin. Cette expérience aurait suffi aux anciens observateurs, qui travaillaient sans microscope, pour démontrer que la masse médullaire n'est pas homogène, mais qu'elle est composée de filaments.

Il y a du reste longtemps que l'illustre Leeuwenhoek[1] a constaté la structure fibrillaire des nerfs. En examinant au microscope un nerf très-fin, nerf qui, dit-il, était de l'épaisseur d'un cheveu, il y compta seize tubes nerveux avec un contour très-net et un contenu transparent.

Leeuwenhoek avait donc vu la fibre nerveuse. C'est même

[1] Leeuwenhoek, *Opera*, t. II, p. 331, cité d'après l'Encyclop. anat. de Bischoff et Henle, trad. franç. de Jourdan, 1843, t. VII, p. 335.

de cette ancienne observation que nous vient le nom de tube nerveux, adopté encore aujourd'hui par tous les histologistes; en effet, nos connaissances actuelles sur la fibre nerveuse ne nous conduiraient pas à la considérer comme un tube. Leeuwenhoek lui donna ce nom, parce qu'il la croyait formée seulement par une membrane et un contenu liquide. Cet observateur alla même plus loin; il fit des coupes transversales des nerfs et de la moelle épinière, sur lesquelles il remarqua dans chacun des tubes une lumière centrale, ce qui ne put que l'affermir dans son opinion de la nature tubulaire de ces fibres.

L'anatomie des nerfs faisait donc avec Leeuwenhoek un grand progrès; mais comme il observait à l'aide d'appareils d'optique qu'il construisait lui-même avec une habileté consommée, il était le seul en Europe à cette époque qui en possédât de suffisants pour reconnaître des détails aussi fins; c'est pour cela que l'exactitude de ses découvertes n'a été constatée que bien longtemps après lui.

En effet, la plupart des anatomistes du siècle dernier et du commencement de ce siècle ont eu de tout autres idées sur la constitution des nerfs. Comme ils les dissociaient dans l'eau, les recouvraient d'une lamelle épaisse et exerçaient sans doute une assez forte pression, ils voyaient sous le microscope une quantité de granules ou de globules, et ils supposaient que la substance médullaire du nerf en était formée.

C'est là l'origine de la théorie globulaire. Bichat lui-même en était partisan, et, pour se rendre compte de la structure des nerfs, voici l'expérience qu'il fit. Il détacha un segment de moelle épinière avec la pie-mère qui l'enveloppe et les nerfs qui en partent. Puis, ayant fendu cette membrane, il en enleva la substance médullaire et fit passer un courant d'eau pour laver la face interne de la gaîne

intime de la moelle. Il vit alors les nerfs attachés à cette membrane et en conclut que le névrilème se continue avec la pie-mère.

Cette observation lui montrait autour de la moelle épinière un tube qu'il comparait à l'aorte, et qui, comme cette dernière, donnait des branches périphériques se ramifiant dans tout le corps. Dans son ensemble, le système nerveux ressemblait donc au système artériel ; au lieu de sang, il contenait de la moelle [1]. Il était donc assez probable, à ce point de vue, que la moelle devait être composée de globules analogues aux globules du sang.

Dutrochet, qui eut un des premiers la conception de la théorie cellulaire, vit aussi, en examinant les centres nerveux, les globules de myéline; et, comme il était préoccupé de trouver des cellules partout, il les considéra comme des cellules.

Avant d'aller plus loin dans l'historique de la question qui nous occupe, je dois vous dire qu'après avoir divisé avec soin un nerf à myéline, on y observe, à l'examen microscopique, deux espèces de fibres : les fibres à moelle, dites aussi à double contour, et les fibres nerveuses sans moelle. Nous nous occuperons d'abord des premières, et nous continuerons l'histoire des découvertes successives que l'on a faites dans leur structure.

TUBES NERVEUX A MYÉLINE.

La théorie globulaire qui, comme nous venons de le voir, empêcha pendant longtemps la découverte de Leeuwenhoek

[1] « Cette membrane (le névrilème) forme à chaque filet nerveux un véritable canal qui contient dans son intérieur la moelle; comme les veines, les artères renferment le sang, avec cette différence, que la moelle stagne, au lieu que le sang circule. » (Bichat, *Anatomie générale*, 1812, t. I, p. 137.)

d'être appréciée à sa valeur, fit reconnaître d'autre part la partie la plus évidente de la fibre nerveuse à moelle : la myéline. Il était facile de remarquer que les globules en question sont constitués par une substance très-réfringente, analogue à la graisse, et d'en conclure par conséquent que cette substance forme une partie intégrante des nerfs.

Vers 1839, Schwann[1] reconnut que chaque fibre nerveuse est entourée d'une gaîne membraneuse. Cette gaîne, dont l'existence fut confirmée bientôt par les observations des autres histologistes, a gardé le nom de gaîne de Schwann.

Un peu auparavant, Remak[2] avait découvert dans la fibre nerveuse une partie médiane distincte qu'il appela ruban ou cordon primitif (*primitiv Band*). L'existence de ce cordon central fut admise par Purkinje[3], et, dans une bonne description qu'il donna du tube nerveux, il le baptisa du nom de *cylinder-axis*, nom que nous lui avons conservé.

La présence d'un élément formé distinct dans l'intérieur du tube de myéline ne fut pas admise, par les histologistes, avec la même unanimité avec laquelle avait été reconnue l'existence de la gaîne de Schwann. Peu avant le travail de Purkinje, Henle, en discutant la découverte de Remak, arrivait, par une série d'observations incomplètes et mal interprétées, à se convaincre que le ruban central n'avait que l'apparence d'un élément formé et ne possédait pas d'existence réelle. Il est utile de considérer de plus près l'erreur dans laquelle est tombé cet observateur distingué,

[1] Schwann, *Microscopische Untersuchungen*, p. 174. V. *Encyl. Anat.*, t. VII, p. 347.
[2] Remak, *Froriep's Neue Notizen*, n° 47, 1837.
[3] Purkinje, V. Rosenthal. *Format. granulosa*, 1839, p. 16. V. *Encycl. Anat*, t. VII, p. 348.

parce qu'elle vous montrera, mieux que tout ce que je pourrais vous dire, combien les méthodes dont on fait usage ont de l'importance lorsqu'il s'agit d'arriver à la connaissance d'un fait histologique.

Un tube nerveux, examiné immédiatement après qu'on l'a placé dans l'eau, se montre formé par deux bordures de myéline très-réfringentes, entre lesquelles un large ruban moins réfringent représente le cordon central de Remak. Mais cette image ne persiste pas. Si l'on continue l'observation, on voit, au bout de quelques minutes, la myéline se transformer. Il s'y produit des excroissances de forme bizarre qui, partant des bordures d'abord régulières, tendent à se rejoindre et finissent par se confondre en masquant de plus en plus le cylindre central.

Cette observation, que Henle n'a pas cherché à contrôler au moyen d'autres méthodes, l'a conduit à nier le cylindre-axe. Partant de la supposition toute gratuite que le tube nerveux à l'état vivant est parfaitement homogène sur toute sa largeur, il pensa que, dans le premier stade d'observation du tube nerveux dans l'eau, celui où la myéline se montre sous la forme d'une bordure régulière, cet aspect est dû à la coagulation d'une première couche périphérique de la myéline, devenue par ce fait même plus réfringente et plus brillante que la portion centrale encore liquide. Dans le second stade, cette coagulation se serait propagée vers le centre. Ce qui prouve, d'après Henle, que le ruban central n'est autre chose que la myéline encore liquide, c'est qu'il n'en reste plus aucune trace après un certain temps du séjour du tube nerveux dans l'eau.

Depuis lors, on a reconnu, au moyen d'autres méthodes, l'existence réelle du cylindre-axe. Mais la théorie de la coagulation de la myéline, que Henle avait imaginée pour les besoins de la discussion et pour l'explication du ruban

central, n'en a pas moins pris rang parmi les choses démontrées.

Cette idée, qui est encore aujourd'hui acceptée par tous les histologistes, et qui se trouve reproduite dans tous les traités classiques, est entièrement fausse, comme nous le verrons en étudiant en détail la fibre nerveuse.

Après ces quelques données historiques et critiques, passons à l'étude histologique de la fibre nerveuse elle-même. Nous en ferons la description en analysant successivement les aspects qu'elle nous présentera après l'application des différents procédés d'examen que nous emploierons. Puis nous donnerons un résumé des connaissances que nous aurons ainsi acquises.

Nous commencerons par l'examen de la fibre nerveuse dans l'eau.

Le nerf sciatique de la grenouille, que nous allons prendre comme exemple, est constitué au haut de la cuisse par un seul faisceau. Les tubes nerveux y sont donc contenus dans une seule gaîne. Enlevons délicatement un segment de ce nerf, sans y toucher autrement qu'à ses extrémités. Cette précaution est très-importante. En effet, toute partie d'un nerf qui a été touchée un peu rudement ou soumise à une traction un peu forte, présente des modifications considérables qu'il ne faut pas risquer de confondre avec la structure normale. Ce segment étant disposé sur une lame de verre dans une goutte d'eau, appliquons à sa partie moyenne deux aiguilles agissant en sens inverse ; en écartant ces aiguilles, nous déchirerons la gaîne, et les fibres nerveuses, mises en liberté, apparaîtront sous la forme d'un chevelu.

Voici un autre procédé également bon. A la partie infé-

rieure de la cuisse, le nerf sciatique se divise en deux branches. On coupe le tronc principal et les deux branches, de manière à isoler un segment de nerf en forme d'Y. Tirant alors sur les deux jambes de l'Y avec deux pinces, on les écarte et on arrive à fendre ainsi la gaîne du tronc nerveux lui-même, et à dégager de leur enveloppe les fibres nerveuses sans leur avoir fait subir une altération considérable.

Ces détails, je vous le répète, sont très-importants. Si toutes ces précautions ne sont pas prises, l'opérateur aura sous les yeux des tubes nerveux plus ou moins altérés. C'est pour les avoir négligées que, même dans ces derniers temps, plusieurs auteurs ont décrit comme des dispositions normales des altérations dues au procédé de préparation.

Lorsque la gaîne a été divisée, on continue la dissociation en ayant soin d'appliquer toujours les aiguilles à la même extrémité, de manière à ne pas toucher les parties sur lesquelles devra porter l'observation. Les nerfs étant suffisamment dissociés, on recouvre avec la lamelle, en prenant la précaution de mettre assez d'eau pour que l'attraction capillaire qui s'exerce entre la lame et la lamelle ne puisse pas comprimer d'une façon nuisible les éléments délicats.

Examinons maintenant les phénomènes qui se produisent, et suivons leur développement pendant au moins une heure.

A l'extrémité de section qui est restée nette et intacte, la myéline se dégage sous forme d'un peloton enroulé de fils transparents. Ces fils se gonflent peu à peu ; leurs contours deviennent moins nets ; ils semblent se fondre les uns dans les autres, et, au bout d'une demi-heure à une heure (plus rapidement chez le lapin, plus lentement chez la grenouille), les pelotons sont devenus des boules de formes variées, avec un bord très-réfringent et des stries concentriques rappelant

incomplétement les fils qui les composaient. Ces masses de myéline ont les formes les plus diverses, depuis la cylindrique jusqu'à la sphérique ; les détails bizarres qu'elles présentent défient toute description et ne peuvent être rendus que par des dessins (fig. 2, Pl. I).

Dans cette transformation successive de la myéline, rien ne ressemble à une coagulation. Il semble bien plutôt qu'il y ait un gonflement de toutes ces fibres transparentes et une fusion des unes avec les autres, jusqu'à produire les boules à double contour et à large bord réfringent. La myéline gonflée qui fait saillie à l'extrémité de section y adhère d'abord sous forme d'un champignon plus ou moins irrégulier, constitué par les pelotons que nous venons de décrire. Lorsque, par la fusion de leurs fils, ces pelotons se sont transformés en boules réfringentes, ces boules se détachent et flottent isolées dans la préparation. Mais, à mesure que le champignon se désagrége par sa partie libre, de nouvelles quantités de myéline sortent du tube nerveux pour le reconstituer et pour l'augmenter.

On assiste ainsi, pendant une heure et plus, à la sortie continue de filaments par l'extrémité sectionnée, à leur groupement en pelotons, à leur transformation en boules, et ce processus ne s'arrête que lorsque le tube nerveux, complétement vidé de son contenu de myéline sur une longueur plus ou moins grande, n'est plus formé à ce niveau que par la gaîne de Schwann, au milieu de laquelle on distingue vaguement le cylindre-axe.

L'issue de la myéline que nous venons de décrire ne saurait être attribuée à un retrait élastique de la gaîne de Schwann. Dès que le champignon est formé, en effet, on remarque qu'en arrière de lui, sur une certaine longueur, où le tube nerveux présente une diminution notable de diamètre, la gaîne de Schwann est revenue sur elle-même,

non pas à la façon d'un tube élastique, mais comme une membrane souple, car elle présente des plis nombreux et de direction variée. Elle ne peut donc pas exercer une pression sur la myéline. La même observation suffit à faire comprendre que le gonflement du cylindre-axe qui se produit dans cette expérience n'est pas non plus la cause du départ de la myéline. Du reste, ce phénomène n'est évidemment pas dû à une compression mécanique, car il ne s'arrête pas au voisinage de la section, mais se prolonge alors que la gaîne de Schwann est toute plissée, et ne s'arrête que quand elle est à peu près vide.

Il est possible qu'il y ait là une action de la myéline hydratée sur celle qui est encore contenue dans le tube ; cette action serait analogue, par exemple, à l'attraction capillaire de deux surfaces mouillées, qui les fait glisser l'une sur l'autre jusqu'à ce qu'elles soient en contact par leur plus grande étendue, ou bien encore à l'attraction grâce à laquelle un liquide répandu sur une table suit la trace mouillée faite par le doigt, etc. Je n'insiste pas. Ce n'est là qu'une hypothèse ; je l'indique seulement pour poser la question et solliciter de nouvelles recherches.

Nous venons d'observer ce qui se passe à l'extrémité sectionnée et dans son voisinage le plus immédiat. Mais plus loin, que se passe-t-il ? Et d'abord plus loin, qu'y a-t-il ? La myéline, par exemple, se poursuit-elle d'une façon continue dans toute la longueur du tube nerveux ?

Si la myéline liquide était continue dans toute la longueur du tube nerveux, dans le nerf sciatique de l'homme, par exemple, qui, dans notre attitude habituelle, est disposé verticalement, elle descendrait par son propre poids jusque dans la partie la plus déclive ; il n'en resterait plus rien à la partie supérieure du nerf. Aussi n'en est-il pas ainsi ; la gaîne de myéline est interrompue de distance en distance

par des cloisons transversales qui la retiennent. Ces cloisons sont visibles, même dans l'eau, tout à fait au début de l'observation.

Je reviendrai plus en détail sur leur structure dans la la suite. Il me suffira de vous dire qu'elles se montrent au niveau de points rétrécis que j'ai nommés étranglements annulaires. En ces points, le tube nerveux ne contient pas de myéline, de sorte que le cylindre-axe s'y trouve en rapport plus intime avec la membrane de Schwann. L'eau peut donc pénétrer directement et rapidement jusqu'au centre du tube nerveux et y amener des modifications analogues à celles que nous venons d'observer à l'extrémité sectionnée.

C'est, en effet, ce qui se produit. Il se forme des deux côtés de l'étranglement des fils pelotonnés qui masquent peu à peu le cylindre-axe. Seulement, comme ici la membrane de Schwann est intacte, la myéline ne peut pas sortir du tube pour constituer un champignon. Son gonflement par l'eau a dès lors pour effet de distendre la gaîne membraneuse, qui est renflée en ampoule à ce niveau, et de comprimer le cylindre-axe, que l'on voit présenter en ces points un diamètre moins considérable que dans le reste de la fibre.

Au milieu de chaque espace entre deux étranglements, le tube nerveux présente un noyau environné d'une couche de protoplasma. Sigmund Mayer[1] a signalé dans cette masse protoplasmique chez la grenouille la présence de granulations pigmentaires. Cette observation est exacte, mais nous ne pouvons en dire autant de la conclusion que l'auteur en a tirée. Partant de ce fait que les cellules nerveuses contiennent habituellement du pigment, il a pensé que cette analogie suffisait à établir que la masse protoplasmique en question constitue une cellule nerveuse. Cette déduction

[1] Sigmund Mayer, *Die peripherische Nervenzelle und das sympathische Nervensystem.* — Arch. f. Psychiatrie, 1876, p. 361.

n'est pas permise ; en effet, il existe chez la grenouille un grand nombre de cellules pigmentées qu'aucun histologiste ne songerait à considérer comme des cellules nerveuses, et d'autre part, chez les mammifères, les cellules ou les masses protoplasmiques qui doublent la membrane de Schwann ne sont jamais pigmentées. Les données que nous allons acquérir sur la constitution et les rapports de ces éléments ne laisseront du reste rien subsister de l'hypothèse de S. Mayer.

TROISIÈME LEÇON

(12 DÉCEMBRE 1876)

Tubes nerveux à myéline.

Tubes nerveux à myéline examinés dans l'eau, dans le sérum iodé, dans l'alcool au tiers.
Tubes nerveux à myéline étudiés avec le picrocarminate. — Coloration du cylindre-axe à l'extrémité du tube. — Coloration beaucoup plus lente dans son intérieur. — Coloration du cylindre-axe au niveau des étranglements. — Même coloration sur les points du tube contournés en anse, où le cylindre-axe est mis directement en rapport avec la gaîne de Schwann.
Tubes nerveux à myéline étudiés avec le nitrate d'argent. — 1° *Immersion.* — Nerfs thoraciques du rat. — Nerfs de la queue du rat et de la souris. — Endothélium du nerf. — Croix latines correspondant aux étranglements annulaires. — 2° *Dissociation dans le réactif.* — Renflement biconique du cylindre-axe et stries de Frommann. — Anneau de l'étranglement, indiquant une soudure cellulaire.

MESSIEURS,

Nous continuerons aujourd'hui l'étude analytique des tubes nerveux à myéline que nous avons commencée dans la dernière leçon.

Je dois d'abord revenir en quelques mots sur les faits les plus importants que l'on observe sur les tubes à myéline examinés dans l'eau. Lorsqu'un tube nerveux est isolé dans l'eau, en portant l'observation au niveau de sa section, on voit, avons-nous dit, la myéline s'échapper par l'extrémité

ouverte du tube, sous forme de filaments. Ce fait, que la myéline sort seulement par l'extrémité sectionnée et ne s'échappe par aucun autre point de la surface du tube, suffit à prouver que ce tube est entouré d'une membrane enveloppante. Ce qui le démontre encore mieux, c'est que, si en pratiquant la dissociation on a déchiré ou rompu cette membrane en un point quelconque, la myéline sort en ce point en formant les mêmes figures compliquées qu'à l'extrémité du tube.

Outre les boules et les pelotons de myéline, sur la description desquels je me suis suffisamment étendu, on observe aussi quelquefois, au delà de l'extrémité de section, un cylindre transparent comme du verre et difficile à distinguer à cause de sa pâleur extrême; c'est le cylindre-axe. Souvent il faut ombrer le champ et employer de forts grossissements pour le reconnaître. Bientôt cependant, sous l'influence de l'eau, il se gonfle et présente des granulations qui le rendent un peu plus net.

Je vous ai parlé du noyau que l'on aperçoit dans une encoche de la myéline, et de la masse protoplasmique granuleuse qui l'entoure. Enfin, je vous ai dit quelques mots des étranglements annulaires, étranglements assez analogues comme forme à ceux que l'on produirait sur un boudin en le serrant avec un fil. Nous n'en poursuivrons pas plus loin l'analyse avec ce premier réactif, car nous pourrons les distinguer beaucoup mieux à l'aide d'autres méthodes.

Enfin, tout à fait au début de l'action de l'eau, on observe des incisures obliques, sur lesquelles Schmidt[1] d'abord, et ensuite Lanterman[2], ont attiré l'attention. On ne les distin-

[1] Schmidt, *On the construction of the dark or double bordered nerve-fibre*, Monthly microscopical Journal, p. 200, 1er mai 1874.

[2] Lanterman, *Ueber den feineren Bau der markhaltigen Nervenfaser*. Arch. f. micr. Anat., 1876, t. XIII, p. 1.

gue pas très-nettement sur des nerfs examinés dans l'eau, mais ce n'est pas ainsi qu'il convient de les étudier. Nous y reviendrons dans la suite.

Je vous indique tous ces faits avant de passer à d'autres méthodes, pour vous montrer que, sur une préparation extrêmement simple, telle que les histologistes en ont toujours fait depuis que l'on a commencé à se servir du microscope, on peut distinguer la membrane de Schwann, le cylindre-axe, les étranglements annulaires, les noyaux, et même les incisures de Schmidt et de Lanterman, en un mot tous les détails que nous allons constater dans le tube nerveux à l'aide des différentes méthodes dont on fait usage aujourd'hui. Mais, me direz-vous, si nous observons sans difficulté tous ces faits sur des préparations semblables à celles qu'examinaient les anciens histologistes, comment se fait-il qu'ils ne les aient pas reconnus? Cela tient simplement à ce qu'ils étudiaient les fibres nerveuses sans se douter de l'existence de tous ces détails, tandis que, lorsque nous abordons cette même observation, nous en sommes déjà avertis. En effet, on ne voit bien (et cette remarque est vraie non-seulement pour l'histologie, mais pour toutes les sciences d'observation) que ce que l'on connaît déjà. Quant aux faits que l'on ne connaît et que l'on ne soupçonne pas, fussent-ils très-visibles, très-distincts, on ne les aperçoit généralement pas. L'œil, qui n'est pas prévenu, ne s'y arrête pas, et nous passons à côté sans même nous douter qu'ils existent. Pour voir les choses, non pas telles que nous avons appris à les voir, mais telles qu'elles sont en réalité, il faut une qualité toute particulière, l'esprit d'observation. Cette qualité, qui est de première importance dans notre science, est assez rare, et chez ceux mêmes qui la possèdent elle est toujours fort incomplète. C'est la raison pour laquelle les découvertes de

faits, relativement faciles à observer, se font quelquefois attendre si longtemps.

Examinons maintenant le tube nerveux à myéline à l'aide d'autres réactifs. Parmi ceux qui vont nous occuper, le premier est le sérum iodé. Les tubes nerveux étant enlevés par un des procédés que nous avons décrits dans notre dernière leçon, ils sont placés sur une lame de verre dans une goutte de sérum iodé et y sont dissociés. Ceux que l'on a ainsi isolés ont au début des formes très-pures; au bout d'un certain temps, ils présentent des altérations semblables à celles que l'eau y détermine. Comme ces altérations se produisent beaucoup plus lentement, le sérum iodé constitue un bon réactif pour en suivre le développement.

Je vous dirai aussi quelques mots d'un autre réactif, l'alcool au tiers (une partie d'alcool à 36° Cartier, avec deux parties d'eau). Les détails de la fibre, et surtout le cylindre-axe, s'y distinguent bien, et, sous ce rapport, l'alcool ainsi dilué est supérieur au chloroforme (Waldeyer) et au collodion (Pflüger).

Je passe à des réactifs beaucoup plus importants, aux réactifs colorants. En première ligne je placerai le picrocarminate, dont j'ai recommandé l'usage il y a plusieurs années pour l'étude des nerfs. Si l'on veut être assuré d'observer en l'employant les détails que j'ai décrits autrefois et sur lesquels je vais revenir, le picrocarminate doit être préparé avec soin. Il doit être solide, cristallin, entièrement soluble dans l'eau. On en fera une solution au centième. C'est à ce degré de dilution qu'il faut le faire agir sur les nerfs si l'on veut obtenir de bons résultats.

Dissocions un segment du nerf sciatique du lapin sur une lame de verre dans une goutte de ce picrocarminate, en observant toutes les précautions précédemment indiquées. Nous trouverons presque toujours dans la préparation des tubes qui auront été convenablement isolés. Examinons-les au niveau de leur section et parmi eux choisissons-en un dont le cylindre-axe fait saillie au dehors. A l'extrémité du tube, nous verrons la masse de myéline s'échapper en subissant des modifications variées, mais beaucoup plus lentes que dans l'eau. La portion du cylindre-axe située au dehors de la gaîne de myéline se colore instantanément en rouge, de sorte qu'elle est facile à distinguer, tandis que celle qui se continue dans le tube nerveux est incolore et ne se reconnaît que vaguement. Peu à peu, cependant, la coloration pénètre dans l'intérieur du tube, de sorte qu'au bout d'une demi-heure à une heure il y apparaît un segment coloré plus ou moins long du cylindre-axe, qui dès lors s'y reconnaît nettement. Comment se fait-il que ce cylindre-axe, que nous voyons d'une manière si nette lorsqu'il est coloré, échappe à notre observation lorsqu'il est incolore? Il nous est facile de donner à cette question une réponse satisfaisante. L'indice de réfraction du cylindre-axe, bien qu'inférieur à celui de la myéline, n'en est pas assez différent pour permettre de distinguer ces deux éléments qui sont appliqués exactement l'un sur l'autre et que l'on examine par transparence. Mais, après l'action d'une matière colorante qui ne porte que sur l'un des éléments, celui-ci est suffisamment accusé par sa coloration.

Lorsque les tubes nerveux ont séjourné vingt-quatre heures dans le picrocarminate, ils présentent, dans une portion plus ou moins considérable de leur longueur à partir de la surface de section, des cylindres-axes colorés en rouge. Pendant ce

même temps, la myéline aura subi des transformations importantes. Elle aura donné naissance à de grands tubes qui s'avancent en divers sens, s'incurvent, se rejoignent même pour constituer des réseaux. Il est essentiel de bien connaître ces différentes formes, pour ne pas être tenté de les attribuer à des éléments histologiques.

Au niveau des étranglements annulaires, il se produit aussi des modifications intéressantes. La matière colorante pénètre dans l'intérieur du tube et atteint le cylindre-axe. Elle le colore, non pas aussi rapidement que le segment dénudé qui dépasse l'extrémité du tube, mais dans le même temps environ que la portion entourée de myéline au voisinage de la section. Ce fait montre qu'au niveau des étranglements annulaires les substances cristalloïdes entrent dans le tube nerveux et y diffusent. Il est du plus haut intérêt pour nous, parce qu'il indique comment peut se faire la nutrition du nerf. Nous y reviendrons ci-après.

J'attirerai encore votre attention sur un troisième fait. Il arrive souvent que, par la dissociation, un tube nerveux a été replié en anse, et se présente ainsi dans la préparation. Le cylindre-axe se trouve alors tendu sur la concavité de l'anse, de sorte qu'il touche directement en un point la gaîne de Schwann, la myéline étant à ce niveau refoulée tout entière de l'autre côté. En ce point, le cylindre-axe se colore de la même façon que dans une extrémité sectionnée. Ce fait démontre que la gaîne de Schwann est pénétrable aux substances cristalloïdes et particulièrement au picrocarminate d'ammoniaque.

Nulle part, en dehors des conditions que nous venons d'indiquer, on ne voit se produire une coloration isolée du cylindre-axe, ce qui prouve que les incisures de Schmidt et de Lanterman ne sont pas des voies colloïdes pour la pénétration des substances cristalloïdes jusqu'au cylindre-axe.

Je ne vous parlerai pas de l'action des autres matières colorantes. Je passe de suite à un réactif dont les résultats sont d'une assez grande importance pour la connaissance du tube nerveux : le nitrate d'argent. Deux procédés peuvent être mis en usage : ou bien un nerf grêle est plongé tout entier dans la solution de nitrate d'argent, ou bien l'on dissocie directement dans cette solution un nerf plus volumineux.

Pour avoir des nerfs grêles et d'une certaine longueur, j'ai choisi autrefois, quand j'ai employé d'abord cette méthode, les nerfs thoraciques du rat. Voici comment on procède. Sur un rat que l'on vient de sacrifier, et que l'on a attaché sur une planchette de manière qu'il présente à découvert sa face abdominale, on pratique, avec un scalpel, sur le thorax et l'abdomen une incision médiane et longitudinale; puis, saisissant avec les doigts ou avec une pince l'une des lèvres de l'incision, on écarte la peau, en déchirant le tissu conjonctif sous-cutané avec le manche du scalpel ou avec les doigts, de manière à éviter l'effusion du sang que produirait l'emploi d'un instrument tranchant; on obtient ainsi entre la peau et la paroi thoracique une gouttière, une sorte de poche, dans laquelle les nerfs, venant des espaces intercostaux et allant se rendre aux ligaments, apparaissent comme de petits cordons blancs, très-fins et très-souples, plus ou moins tendus suivant que l'on écarte plus ou moins la peau. Après s'être assuré que ces nerfs sont bien isolés en passant délicatement au-dessous d'eux un petit crochet mousse, on verse dans cette gouttière de l'eau distillée pour enlever le sang qui peut y avoir été répandu ou les cellules lymphatiques qui peuvent adhérer aux nerfs; puis, après avoir fait écouler l'eau, on laisse tomber dans la gouttière une solution de nitrate d'argent à 1 ou à 3 pour 1000 (je me suis assuré que, dans ces limi-

tes, le titre de la solution est indifférent). Par l'action du nitrate d'argent, les filets nerveux d'abord souples et flottants deviennent bientôt rigides : ils sont alors coupés à leurs deux extrémités au moyen de ciseaux très-fins et très-tranchants, saisis à l'une de ces extrémités avec une pince et portés dans une soucoupe ou dans un petit baquet rempli de la même solution d'argent. L'immersion peut être plus ou moins longue; les résultats ne varient pas en qualité, suivant sa durée, mais en quantité; c'est-à-dire que les parties atteintes par l'argent seront plus ou moins noires et plus ou moins étendues, suivant que l'immersion aura été plus ou moins prolongée. Enfin, les nerfs sont lavés dans l'eau distillée et disposés régulièrement sur une lame de verre.

Un autre procédé pour se procurer des nerfs longs et fins consiste à les extraire de la queue des rats et des souris. Lorsque la peau de la queue a été enlevée, on peut, en pinçant une des vertèbres caudales avec les doigts et en la tirant de manière à la détacher du reste, arracher avec elle un faisceau de tendons très-longs, presque aussi longs que la queue elle-même, lorsque l'on opère sur les dernières vertèbres. Au milieu de ces tendons se trouvent des nerfs très-grêles, et qui conviennent également pour l'étude dont nous nous occupons. Lorsque ce pinceau de tendons est arraché, il est immergé dans la solution de nitrate d'argent pendant quelques minutes et lavé ensuite à l'eau distillée; puis, en écartant délicatement les tendons, on cherche les nerfs qui peuvent se trouver parmi eux et on les étale sur la lame de verre.

En examinant attentivement, soit les nerfs de la queue, soit les nerfs thoraciques traités par le nitrate d'argent, vous apercevez d'abord à leur surface le revêtement endothélial que j'ai décrit, qu'Axel Key et Retzius ont décrit

après moi, mais que nous n'avons découvert ni les uns ni les autres, puisqu'il était déjà connu auparavant. Mais, outre ce revêtement qu'il révèle, le nitrate d'argent détermine, dans l'intérieur même de la masse nerveuse, l'apparition d'une série de petites croix latines colorées en noir.

Ces petites croix, que j'ai observées et décrites le premier, se distinguent déjà avec un grossissement de 150 diamètres. Au moment où la préparation vient d'être faite, elles ne sont pas très-bien marquées; mais, si l'on expose les nerfs au soleil ou simplement à la lumière du jour, elles deviennent parfaitement nettes. En les examinant à un grossissement plus fort, on reconnaît facilement que la barre transversale de la croix correspond à un étranglement annulaire, tandis que la barre longitudinale représente le cylindre-axe. En effet, en l'observant attentivement, on y reconnaît les stries transversales alternativement brunes et noires que produit le nitrate d'argent sur cet élément, suivant l'observation bien connue de Frommann[1].

D'après ce que nous venons de faire remarquer, il y a quelques instants, sur la pénétration des substances cristalloïdes au niveau des étranglements annulaires, vous comprendrez facilement ce qui s'est passé ici. La solution de nitrate d'argent qui, pendant la durée de l'immersion, a été en contact avec la surface entière du tube nerveux, n'a pénétré dans son intérieur qu'au niveau de l'étranglement annulaire; elle a atteint le cylindre-axe qui, en ce point, n'est pas protégé par la myéline, et de là a diffusé progressivement dans son intérieur d'une manière symétrique au-dessus et au-dessous de l'étranglement. Vous comprendrez

[1] Frommann, *Zur Silberfärbung der Axencylinder*, Virchow's Arch., 1864, t. XXXI, p. 151.

dès lors pourquoi la longueur de la branche longitudinale de la croix dépend, jusqu'à un certain point, de la durée de l'immersion dans le réactif.

Ce sont les parties les plus voisines de l'étranglement, celles qui sont d'abord atteintes, qui naturellement ont fixé la plus grande quantité du sel métallique. Au delà et en deçà, cette quantité diminue d'une manière progressive

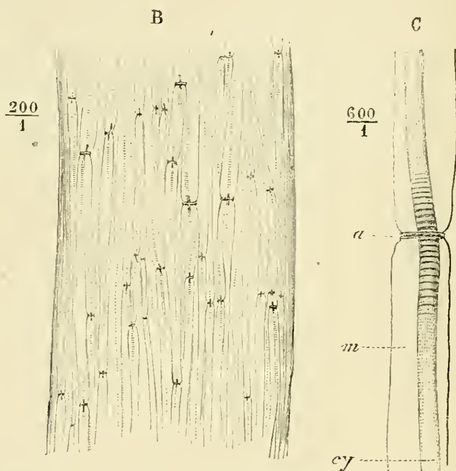


Fig. 5. — B. Nerf thoracique de la souris imprégné d'argent.
C. Tube nerveux du nerf sciatique du lapin adulte, après l'action du nitrate d'argent. — *a*, étranglement annulaire; *m*, gaîne de myéline rendue transparente par l'action de la glycérine; *cy*, cylindre-axe qui, au niveau de l'étranglement seulement, présente les stries de Frommann. Ces stries diminuent d'intensité à mesure que l'on s'éloigne de l'étranglement.

jusqu'aux limites de son action. Aussi les stries noires, qui sont le mieux marquées au voisinage de l'étranglement, vont-elles en décroissant de netteté à mesure que l'on s'en éloigne.

Ces préparations peuvent être conservées dans la glycérine. Mais, pour éviter le retrait des éléments produit par ce réactif, il faut prendre soin qu'il pénètre lentement, et

employer à cet effet les précautions que j'indiquerai bientôt en vous parlant de la conservation des tubes nerveux traités par l'acide osmique.

Lorsque l'on maintient longtemps les nerfs argentés à l'abri de la lumière, les croix pâlissent. Il arrive même parfois qu'en recherchant, pour l'observer, une préparation ancienne conservée dans un endroit obscur, on est étonné de voir qu'elles ont presque complétement disparu, et que pour les retrouver il faut employer de forts grossissements. Mais il suffit d'une nouvelle exposition à la lumière pour que la coloration reparaisse.

Arrivons au second procédé : la dissociation directe dans la solution de nitrate d'argent. Les préparations obtenues par ce moyen sont très-instructives, parce qu'elles nous donnent des notions nouvelles sur la constitution des étranglements annulaires. Elles diffèrent en effet notablement de celles que l'on obtient par la première méthode, et dans lesquelles toutes les parties sont dans leurs rapports normaux au moment de l'action du nitrate d'argent.

En dissociant le nerf dans la solution, nous violentons plus ou moins ses fibres, et, quand le nitrate d'argent les atteindra, la plupart d'entre elles auront subi des modifications considérables ; ou bien encore, après que l'action du nitrate d'argent se sera produite sur quelques-unes d'entre elles, l'application des aiguilles changera les rapports des parties. Nous pourrons trouver, il est vrai, quelques fibres qui auront échappé d'une manière complète au traumatisme et présenteront la figure régulière des croix, la barre transversale, et les lignes alternatives de Frommann sur la barre longitudinale ; mais sur la plupart de fibres, nous observerons d'autres dispositions. Au niveau de l'étranglement se montre un anneau dont on peut, en abaissant ou en élevant l'objectif, suivre le contour, surtout s'il n'est

pas tout à fait perpendiculaire à l'axe du nerf. Dans cet anneau bien net, on voit passer le cylindre-axe, qui n'en occupe pas toute la lumière; tantôt il est situé au milieu, tantôt plus près de l'un des bords. Si nous le suivons au delà de l'anneau, dans la continuité du tube nerveux, nous le verrons présenter un renflement particulier, de forme

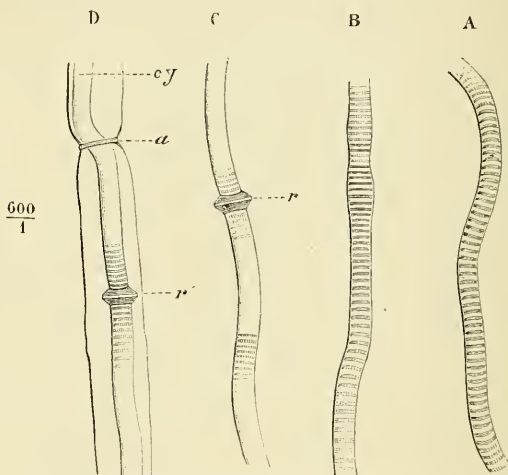


Fig. 6. — Nerf sciatique du lapin, dissocié dans une solution de nitrate d'argent à 1 pour 300 et conservé dans la glycérine.

A et B, deux cylindres-axes isolés qui montrent les stries de Frommann.

C, cylindre-axe qui présente en *r* un renflement biconique.

D, un tube nerveux dont le cylindre-axe et l'anneau sont imprégnés d'argent; *cy*, cylindre-axe qui, au niveau de l'étranglement *a*, a subi une déviation sous l'influence de la dissociation; *r*, renflement biconique, de chaque côté duquel se montrent les stries de Frommann.

presque géométrique. Ce renflement paraît constitué par deux cônes réunis par leur base et dans l'axe desquels passerait le cylindre-axe. Leur surface de jonction, au lieu de présenter à son pourtour un angle dièdre aigu, est un méplat, analogue à la troncature d'un cristal. J'ai donné à ce renflement le nom de *renflement biconique;* il est coloré en noir et limité des deux côtés par une ligne plus

claire, au delà de laquelle se montrent les stries alternatives de Frommann.

Dans les préparations obtenues par immersion sans dissociation, les stries de Frommann ont, ainsi que nous l'avons vu, l'étranglement annulaire pour centre, et vont en diminuant des deux côtés à partir de ce point. Comme ici nous les voyons partir en décroissant des deux côtés du renflement biconique, nous devons en conclure que ce renflement existe à l'état normal au niveau de l'étranglement annulaire, et que dans notre préparation il s'est déplacé, parce que le cylindre-axe a glissé dans l'intérieur du tube nerveux comme une tige dans sa gaîne.

Ce déplacement du cylindre-axe nous donne une connaissance exacte du renflement biconique ; il nous apprend qu'il n'est pas uni d'une manière solide à la gaîne de Schwann. Il nous permet, en outre, de constater que dans l'étranglement il y a réellement un anneau situé dans l'épaisseur de la gaîne de Schwann.

L'existence de cet anneau coloré en noir par l'argent nous montre qu'en ce point il y a soudure de deux segments de la gaîne de Schwann. C'est du moins ce que l'analogie nous porte à admettre. Nous voyons en effet, dans les surfaces endothéliales, les limites des cellules être indiquées, après le traitement à l'argent, par des traits noirs d'autant plus épais et d'autant plus complets que la durée de l'immersion a été plus considérable. Il en est de même pour les épithéliums, dont les cellules, observées dans des conditions semblables, sont aussi séparées par des lignes noires ; enfin, Eberth, en soumettant le muscle cardiaque à la même réaction, a vu pareillement les cellules qui le constituent être séparées les unes des autres par des traits noirs. On peut donc soutenir avec quelque raison que, toutes les fois que des éléments cellulaires sont unis

et soudés par un ciment, celui-ci peut être démontré par l'argent. L'anneau noir que présente la gaîne de Schwann nous autorise par conséquent à penser qu'en ce point il y a soudure de deux éléments cellulaires et à en conclure que cette membrane est formée de segments distincts, soudés les uns aux autres au niveau de chaque étranglement.

QUATRIÈME LEÇON

(14 DÉCEMBRE 1876)

Tubes nerveux à myéline.

Tubes nerveux à myéline étudiés avec l'acide osmique. — 1° *Macération dans le réactif.* — Manière de maintenir le nerf en extension physiologique. — Difficulté du maniement de l'acide osmique. Nécessité de conserver les solutions dans des flacons de petite dimension. Manière de les boucher. — Durée de l'immersion du nerf dans le réactif. — Manière d'isoler les fibres nerveuses et de les disposer sur la lame de verre. — Demi-dessiccation avant de placer la lamelle pour éviter le déplacement. — Nécessité de la pénétration lente de la glycérine.

Nerf revenu sur lui-même. Plis de la gaîne de Schwann. — Nerf tendu. Étranglements annulaires. — Renflements de la myéline de chaque côté de l'étranglement. — Strie transversale représentant le renflement biconique.

Étranglements incomplets; ils sont dus à des préparations imparfaites. Expérience : Nerf sciatique de grenouille comprimé avec une serre-fine. Production d'étranglements incomplets. — Étranglements trop complets. Retrait de la myéline des deux côtés de l'étranglement. Diminution du diamètre du cylindre-axe au niveau de l'étranglement. — Cassures des fibres. Elles permettent de distinguer nettement la gaîne de Schwann. — Noyaux. Encoche de la myéline dans laquelle ils sont placés. Protoplasma qui les entoure. — Chaque segment ne contient qu'un seul noyau à peu près à son milieu.

Messieurs,

Nous avons étudié, dans la dernière leçon, l'action du nitrate d'argent sur les fibres nerveuses. Nous allons poursuivre aujourd'hui l'analyse de ces fibres à l'aide d'une

autre méthode, la macération dans une solution d'acide osmique.

L'acide osmique est un réactif d'une importance capitale pour l'étude du système nerveux, aussi bien celle des parties centrales que celle des ganglions et des nerfs. Je ne fais d'exception que pour les terminaisons périphériques, sur lesquelles il ne nous renseigne pas suffisamment, comme nous le verrons quand nous nous occuperons de ce sujet.

Ce réactif a été introduit en histologie par Max. Schultze. Il en avait reçu un échantillon de Franz Eilhard Schulze qui, après l'avoir essayé, le lui recommanda. Max. Schultze en généralisa l'emploi et en fit connaître la haute valeur, et c'est à lui qu'on en attribue généralement l'introduction dans les méthodes histologiques.

M. Schultze a étudié avec ce réactif les organes des sens, les centres nerveux, les nerfs périphériques, sans observer ni les étranglements annulaires des nerfs, ni les incisures de Schmidt et de Lanterman, ce qui prouve, comme je vous le disais dans ma dernière leçon, que l'on ne voit facilement que les faits sur lesquels l'attention est déjà attirée[1].

Les solutions d'acide osmique peuvent être employées de deux façons pour l'étude des nerfs périphériques ; on peut y faire macérer le nerf tout entier et le dissocier ensuite, ou bien y dissocier immédiatement le nerf. Les résultats que l'on obtient par chacune de ces deux méthodes diffèrent d'une manière notable, et nous serons obligés de les exposer séparément.

Parlons d'abord de la première méthode.

J'ai déjà insisté sur la délicatesse extrême des tubes nerveux ; c'est surtout en employant l'acide osmique pour les préparer que l'on se convainc de leur altérabilité excessive.

[1] Voir la description et les figures de Schultze, dans Stricker, *Handbuch der Lehre von den Geweben*, 1871, p. 115.

Aussi faut-il prendre les plus grandes précautions pour ne pas endommager le nerf que l'on se propose de soumettre à l'action de ce réactif, sous peine de s'exposer à des erreurs considérables, comme il est arrivé à plusieurs auteurs qui n'ont pas procédé avec assez de ménagements.

Prenons, par exemple, le sciatique de la grenouille. Nous commencerons par inciser la peau dans la direction du trajet du nerf; puis, après avoir coupé l'aponévrose, nous écarterons les muscles; quand nous apercevrons le nerf dans sa gouttière intermusculaire, nous le sectionnerons en haut et en bas avec des ciseaux fins, nous le saisirons par une extrémité avec une pince et nous le porterons dans la solution d'acide osmique.

Il n'est pas indifférent que le nerf soit tendu ou relâché au moment où on le plonge dans la solution; nous verrons tout à l'heure qu'il présente dans ces deux états des images notablement différentes. Si l'on ne cherche pas à obtenir l'extension du nerf, il suffit de le placer tel quel dans l'acide osmique; mais les détails de structure sont beaucoup plus nets lorsque le nerf a été fixé par le réactif dans son état d'extension physiologique. Pour maintenir cette extension, on porte le segment nerveux sur une petite tige de bois, une allumette par exemple, évidée sur une partie de sa longueur afin que le nerf ne touche pas au bois et ne soit pas comprimé. On en attache une extrémité par une ligature au-dessus de l'évidement; puis, saisissant l'autre extrémité avec une pince, on le tend modérément, et on fait appliquer par un aide une seconde ligature de l'autre côté de l'évidement. Ainsi isolé et maintenu tendu, le segment nerveux est plongé avec le petit bâton qui le supporte dans un flacon ou un tube contenant la solution d'acide osmique, et cela sans avoir été aucunement altéré, sinon à l'extrémité touchée par la pince et au niveau des ligatures.

Ce procédé peut être appliqué à n'importe quel nerf facilement maniable; et, pourvu que celui-ci soit absolument frais, enlevé sur l'animal vivant ou immédiatement après sa mort, on obtiendra de bons résultats.

Il me reste à vous parler du degré de la solution d'acide osmique qu'il faut employer. Je vous dirai d'abord que l'acide osmique est un corps très-irritant et très-volatil. Il attaque les substances organiques, de sorte qu'on ne peut le garder dans des flacons fermés avec des bouchons de liége; d'autre part, la tension de sa vapeur est si considérable qu'on ne peut le maintenir dans des flacons fermés à l'émeri. Le meilleur procédé consiste à l'enfermer dans des tubes fermés à la lampe; c'est dans cet état que le livrent les marchands de produits chimiques. Il faut en faire une solution à 1 pour 100, que l'on conservera dans un flacon bouché à l'émeri, si elle doit être tout entière employée en peu de jours, ou mieux encore dans des tubes de verre d'une petite capacité que l'on scellera à la lampe ou avec de la cire à cacheter, mais sans interposer de bouchon de liége. Au moyen de la solution à 1 pour 100, on pourra préparer à son gré des solutions plus étendues; mais en général celles dont on fait usage dans l'étude des nerfs ne varient que de 1 pour 100 à 1 pour 200. Ce sont ces dernières dont nous allons faire usage.

Deux ou trois centimètres cubes d'une solution à 1 pour 200 sont versés dans un petit flacon, comme celui qui est représenté page 61. Le segment nerveux fixé sur sa tige de bois y est placé, et l'on bouche hermétiquement. Les nerfs doivent être maintenus d'autant plus longtemps dans la solution qu'ils sont plus volumineux. Il suffit de quelques heures pour fixer un nerf de grenouille dans toute son épaisseur, mais dans un nerf sciatique de lapin le même résultat n'est atteint qu'au bout de 15 à 20 heures; s'il

s'agit du nerf sciatique du chien, il faut plus longtemps encore. Il est nécessaire que la quantité de la solution soit en rapport avec le volume et la longueur du nerf. Avec un peu d'exercice, on arrive facilement à trouver les proportions et la durée d'action convenables.

Lorsque le nerf est suffisamment modifié, il est enlevé avec une pince et plongé dans une soucoupe remplie d'eau, sur le fond blanc de laquelle il est nettement visible. Les aiguilles que l'on emploie pour le dissocier doivent être très-fines, très-bien polies et frottées, avant de s'en servir, avec un morceau de linge imbibé d'huile. Ces précautions ont pour but d'empêcher les fibres ou faisceaux nerveux d'adhérer aux aiguilles, ce qui ne manque pas d'arriver dès qu'elles présentent la moindre aspérité.

Supposons que nous ayons affaire au sciatique de la grenouille, enlevé avec ses deux branches de bifurcation inférieures. Nous saisirons ces deux branches avec deux pinces, et, en les écartant dans l'eau, nous mettrons à nu les tubes nerveux dans la partie supérieure du nerf. Puis nous agirons avec les aiguilles sur un des faisceaux pour le diviser en faisceaux plus petits. Dans cette opération, il se fait souvent qu'un ou deux tubes nerveux se dégagent des autres sans avoir été touchés, et flottent dans l'eau retenus à un faisceau par une de leurs extrémités. Ce sont les meilleurs pour l'observation. Avec des ciseaux très-fins, on les sépare de leur point d'attache, de manière à les isoler complétement. En continuant la dissociation, on finit par obtenir un certain nombre de tubes ou de petits groupes de tubes légèrement dissociés.

Quand on en est arrivé à ce point, il s'agit de mettre, soit les tubes nerveux tout à fait isolés, soit les petits groupes sur la lame de verre.

Il ne faut pas songer à se servir à cet effet du pinceau,

comme on le fait pour les coupes; les fils nerveux s'attacheraient aux poils du pinceau, et il ne serait pas facile ensuite de les en dégager. Le procédé à employer consiste à glisser la lame de verre obliquement dans le liquide; avec l'aiguille on fait flotter les groupes de fibres ou les fibres isolées, et on les amène sur la lame de verre où on les dispose de façon qu'une des extrémités, touchant un point sec de la lame, y adhère. On relève alors lentement la lame de verre, et les filaments nerveux, retenus par leur point d'adhérence, se disposent régulièrement.

La préparation n'est pas terminée, car il faut encore recouvrir avec la lamelle. Si elle est placée sans précaution, il arrive le plus souvent que les faisceaux nerveux se plissent ou même sont chassés au delà de ses limites. Pour éviter cet inconvénient, voici la méthode qu'il faut suivre : lorsque les faisceaux ont une bonne situation sur la lame de verre, l'excès de liquide est enlevé avec du papier à filtrer, et l'on attend jusqu'à ce qu'il se produise un commencement de dessiccation; on peut le hâter en tenant la préparation sur la main. A ce moment, les fibres adhèrent légèrement à la lame; on dispose alors autour d'elles un cadre ou un fer à cheval de papier à cigarettes qui servira de cale pour soutenir la lamelle et empêcher la compression qu'elle exercerait. Pendant ce temps, pour éviter que la préparation ne sèche trop, ce qui altérerait les fibres, on les maintient dans un état suffisant d'humidité en y projetant son haleine. Puis on ajoute rapidement une goutte d'eau et l'on dépose la lamelle, sans que les faisceaux nerveux changent de position. C'est ce que j'appelle le tour de main de la demi-dessiccation.

Pour conserver ces préparations, l'eau doit être remplacée par la glycérine; mais, si ce liquide pénètre rapidement, comme il est hygrométrique à un haut degré, les tubes

nerveux lui abandonnent de l'eau et se ratatinent. Afin d'éviter cet accident, il est nécessaire que la glycérine se substitue à l'eau avec une extrême lenteur. Dans ce but, la lamelle est fixée aux quatre coins avec de la paraffine, et, tandis que l'on ajoute sur un de ses bords une goutte de glycérine, on dispose sur le bord opposé une goutte d'eau. De cette façon, la glycérine ne pénètre qu'au fur et à mesure que l'eau s'évapore. Pour que la diffusion se produise plus lentement encore, il est utile que la préparation soit mise dans une chambre humide, et, vingt-quatre heures après, on constatera que la glycérine a pénétré sans qu'il soit survenu aucune altération des tubes nerveux.

Après avoir indiqué tous les détails de la méthode à suivre, nous allons étudier les résultats qu'elle donne pour le nerf revenu sur lui-même et le nerf à l'état d'extension physiologique.

Une préparation de nerf revenu sur lui-même, exécutée avec tout le soin que nous venons d'indiquer, nous donnera l'explication de l'aspect moiré que présentent à l'œil nu ou à un faible grossissement les nerfs non tendus. Vous vous rappelez que Fontana avait attribué cet aspect à des ondulations du nerf. Nous vous avons dit (p. 25) que cette manière de voir était exacte et que nous reviendrions sur ce point.

Prenons un segment du nerf sciatique du lapin, après qu'il aura séjourné vingt-quatre heures dans l'acide osmique; isolons d'abord le plus gros des faisceaux nerveux qui le constituent et déchirons-en la gaîne avec les aiguilles; nous verrons les fibres dégagées flotter dans l'eau comme un chevelu noirâtre; séparons-en un petit groupe sans nous inquiéter d'en faire une dissociation complète, por-

tons-le sur la lame de verre, ajoutons une goutte d'eau, mettons une cale de papier pour éviter la compression, déposons la lamelle et examinons. Nous verrons que les tubes nerveux sont disposés en zigzag. Si nous cherchons dans la préparation un tube isolé (et il s'en trouve toujours quelques-uns séparés sur une partie de leur trajet, bien que l'on n'ait pas fait une dissociation complète) et que nous l'étudiions avec un fort grossissement, nous pourrons constater qu'au niveau des courbures la membrane de Schwann s'est plissée. Ce fait nous indique que cette membrane a une élasticité très-limitée. Nous l'avons déjà reconnu antérieurement (p. 55) en observant, sur les tubes nerveux dissociés dans l'eau, les plis qu'elle forme près de l'extrémité de section et nous nous sommes même appuyés sur cette observation, vous vous en souvenez, pour soutenir que ce n'est pas à la compression exercée par cette membrane qu'est due la sortie de la myéline sous forme de champignon.

Nous verrons également dans ces préparations les étranglements annulaires, mais ils sont plus étroits et moins distincts que sur les nerfs tendus, à l'examen desquels nous allons passer maintenant.

Les préparations de nerfs tendus sont celles qui donnent les meilleurs résultats. Je ne reviendrai pas sur la manière de les faire.

Le nerf ayant été fixé dans l'état d'extension physiologique et plongé dans la solution d'acide osmique pendant quinze à vingt heures, et la dissociation étant exécutée avec soin, on pourra juger, sur cette préparation mieux que sur toute autre, de la longueur des segments, du rapport de cette longueur avec le diamètre de la fibre et de la position du noyau relativement aux étranglements (fig. 4, Pl. I).

Un premier fait important que l'on peut reconnaître sur

des préparations de ce genre bien réussies, c'est qu'au niveau de l'étranglement il n'y a pas de myéline. En effet, à la place de la barre transversale et longitudinale des croix que nous avons remarquées sur les nerfs traités par le nitrate d'argent, nous observons ici un espace tout à fait clair, d'autant plus grand que l'extension a été plus complète, si du moins elle n'a pas dépassé un certain degré.

Chez le lapin, chez la grenouille et chez la plupart des vertébrés, le tube nerveux se termine au niveau de l'étranglement annulaire par un léger renflement. On observe en outre à sa surface en ce point une série de côtes saillantes ou de mamelons arrondis qui en augmentent la capacité et qui semblent autant de poches formées par la gaîne de Schwann pour contenir une quantité plus considérable de myéline. Cette disposition, qui existe chez tous les mammifères, est surtout nettement marquée chez la grenouille.

Les deux renflements convexes de myéline qui se font face limitent un ménisque biconcave qui paraît clair au premier abord. Examiné plus attentivement, on y distingue le cylindre-axe, traversé perpendiculairement au milieu du ménisque par une strie. Cette strie paraît brillante quand on éloigne l'objectif, obscure quand on le rapproche. Enfin sur les bords du tube on reconnaît le profil concave du pli que forme la gaîne de Schwann à ce niveau.

Pour faire comprendre la signification de cette strie transversale claire, je dois revenir en deux mots sur un principe d'optique microscopique que vous connaissez tous : tout corps convexe, plus réfringent que le milieu où il se trouve, devient brillant quand on éloigne l'objectif au delà du point de la vision distincte. Tout corps concave, au contraire, et plus réfringent que son milieu, devient obscur lorsque l'on éloigne l'objectif. La ligne transversale, brillante quand on éloigne l'objectif, correspond donc au renflement

biconique, corps réfringent et convexe, sur lequel j'ai déjà attiré votre attention à propos des préparations faites avec le nitrate d'argent.

Tous ces détails peuvent être reconnus plus facilement encore si l'espace clair qui existe au niveau de l'étranglement est agrandi, comme cela se produit dans certaines conditions dont nous parlerons bientôt.

J'arrive maintenant aux étranglements incomplets, c'est-à-dire aux étranglements dans lesquels la myéline ne serait pas interrompue et passerait d'un segment à l'autre. Axel Key et Retzius[1], Rouget[2], Kuhnt[3] ont décrit des étranglements de ce genre. J'en ai observé quelquefois, mais je les ai toujours attribués à des préparations imparfaites, car je ne les ai jamais rencontrés sur des préparations de nerfs tendus, fixés par l'acide osmique et dissociés avec soin. Aujourd'hui, même après les descriptions des observateurs que je viens de citer, j'ai conservé mon opinion, mais j'ai dû la légitimer, et j'ai institué à cet effet une expérience.

Sur une petite tige de bois, évidée comme dans l'expérience dont je vous ai parlé plus haut, j'ai placé un nerf sciatique de grenouille. Après l'avoir lié à une de ses extrémités, je l'ai tendu en le saisissant à l'autre extrémité avec une pince; mais au lieu de l'attacher en ce point avec un fil, je l'ai maintenu au moyen d'une petite serre-fine faite avec une épingle à insectes. Le nerf ainsi disposé a été plongé dans une solution d'acide osmique pendant quinze à vingt heures (fig. 7). Après ce temps, la tige de bois étant retirée de l'acide osmique, la serre-fine est enlevée délica-

[1] Axel Key et Retzius, *Studien in der Anatomie des Nervensystemes*, Arch. f. micr. Anat., 1873, p. 351.

[2] Rouget, *Développement des nerfs chez les larves de batraciens*. Archives de physiologie, 1875, p. 482.

[3] Kuhnt, *Die peripherische markhaltige Nervenfaser*, Arch. f. micr. Anat., t. III, 1876, p. 440.

tement, la ligature est coupée, et la dissociation du nerf est pratiquée d'après les indications que je vous ai données, c'est-à-dire en ne touchant jamais avec les aiguilles que l'une des extrémités du nerf.

Cette expérience m'a montré comment se produisent les étranglements incomplets et m'a amené en outre à faire une autre observation intéressante. Remarquons d'abord que, la compression ayant été produite par une arête sur un

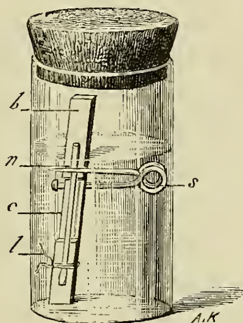


Fig. 7. — Appareil pour étudier sur le nerf sciatique de la grenouille l'action de la compression sur un point limité, la tension et le relâchement. — *b*, tige de bois présentant une échancrure *c*, au niveau de laquelle le nerf *n* est fixé par une ligature *l* et par une serre-fine *s*.

plan, le nerf, qui est de forme cylindrique, a été aplati; on devrait donc s'attendre à ce que chacun des tubes qui le composent fût aplati également. Il n'en est rien. En effet, à l'examen microscopique nous constatons que la partie amincie des tubes nerveux est parfaitement cylindrique. Cela tient à ce que la substance de ces tubes et le milieu dans lequel ils sont plongés sont liquides ou très-voisins de l'état liquide. Or vous savez que dans les liquides les pressions s'équilibrent dans tous les sens; chaque tube nerveux a donc éprouvé une pression égale dans tous les points de sa circonférence, et c'est pour

cela que, tout en s'amincissant, il est demeuré cylindrique.

Après cette première observation, je passe à la description détaillée des tubes nerveux contenus dans la préparation. Je vous ferai remarquer d'abord que nous obtenons ici, par une seule expérience, le nerf dans trois états tout à fait différents : une de ses portions est tendue, une autre est comprimée par la serre-fine, enfin les portions situées au delà des points d'attache sont tout à fait libres.

Suivons maintenant dans toute sa longueur un tube nerveux complétement isolé; dans sa portion non tendue, il présente les zigzags que nous connaissons; nous y voyons un étranglement annulaire serré, analogue à ceux qui se montrent sur les nerfs fixés dans leur forme alors qu'ils sont revenus sur eux-mêmes. Puis vient la portion amincie par la compression de la serre-fine; la myéline est légèrement granuleuse, mais ne présente pas les fibres et les boules que nous connaissons. Au delà, le tube nerveux, reprenant son diamètre normal et étant désormais tendu, présente un nouvel étranglement. Mais, au lieu de montrer le ménisque biconcave clair que nous avons décrit, cet étranglement ne s'accuse que par un léger rétrécissement du tube, tandis que la myéline se continue sans interruption dans son intérieur. Nous avons devant les yeux un étranglement incomplet (fig. 5, Pl. I). Si nous comparons les deux renflements qui limitent cet étranglement, nous remarquons qu'ils ne sont pas égaux ; celui qui est du côté comprimé est constamment plus volumineux que l'autre.

Cette observation nous montre que la myéline très-ductile a été déplacée par la compression ; elle a coulé dans le tube nerveux, et, franchissant l'étranglement, elle est venue se répandre dans les segments voisins. L'étranglement a dû opposer une certaine résistance, puisqu'avant de le franchir la myéline a distendu le renflement terminal du seg-

ment dans lequel elle coulait. C'est ce que démontre le gonflement toujours plus considérable de cette extrémité par rapport à celle qui lui fait face.

Les étranglements suivants ne sont pas forcés et présentent leur aspect normal et complet; quelquefois même, des deux étranglements qui se trouvent l'un au-dessus, l'autre au-dessous du point comprimé, un seul est forcé, comme dans le tube que nous venons d'étudier.

Si nous examinons le segment de nerf tendu au delà du premier étranglement incomplet, nous y verrons une disposition intéressante, qui n'existe pas dans les autres segments ou qui du moins n'y est pas marquée d'une façon nette. Il présente, à distance inégale les unes des autres, des barres transversales qui, observées avec soin, se montrent formées par une ligne centrale noirâtre, limitée par deux bandes très-foncées (*b*. fig. 5, Pl. I). Cette ligne correspond à une incisure de Schmidt. Si nous supposons que ces incisures aient fait résistance au refoulement de la myéline, nous comprendrons comment les membres qu'elles limitent, pressés les uns contre les autres, ne sont plus séparés que par les lignes en question. La compression aura dû, en outre, faire augmenter leur dimension transversale et leur donner sur la coupe optique un léger relief. C'est en effet ce que nous observons ; la portion de myéline limitée par deux de ces lignes est légèrement renflée en forme de tonnelet.

La même expérience peut être faite sur des nerfs du rat, du lapin, du cochon d'Inde, du chien, etc., et elle donne les mêmes résultats. Je l'ai faite d'une manière un peu différente : chez le lapin, après avoir dénudé le nerf sciatique par une excision pratiquée à la partie postérieure de la cuisse et en écartant les muscles, j'ai placé le membre abdominal de façon à tendre convenablement ce nerf. Puis, à

sa partie moyenne, j'ai placé transversalement une serre-fine semblable à celle qui nous a servi dans l'expérience précédente. J'ai versé alors, dans la gouttière laissée entre les muscles, au fond de laquelle le nerf sciatique était en liberté, quelques centimètres cubes d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100. J'ai renouvelé deux ou trois fois cette solution pour être bien sûr d'une action complète du réactif. Puis, le nerf a été détaché et dissocié avec le plus grand soin. Sur les tubes nerveux, au niveau des points comprimés, nous observons un amincissement semblable à celui que nous avons constaté chez la grenouille. Les étranglements annulaires les plus voisins de ces points sont forcés, quelquefois dans les deux directions, d'autres fois d'un seul côté. Dans ce dernier cas, et même en choisissant des tubes où la compression a porté à égale distance de deux étranglements, la rupture se montre tantôt dans l'étranglement inférieur, tantôt dans le supérieur, de sorte qu'il est impossible de déterminer si l'étranglement aurait plus de force de résistance dans un sens que dans l'autre.

Après les étranglements incomplets, je dois vous parler des étranglements trop complets.

Ces étranglements se produisent lorsque l'on a employé pour faire macérer les nerfs des solutions très-faibles d'acide osmique, ou bien lorsque des nerfs relativement volumineux ont été placés dans une petite quantité de la solution d'acide osmique à 1 pour 100 ou à 1 pour 200. Voici en quoi ils consistent. Au lieu d'arriver jusqu'aux contours du sac que forme la gaîne de Schwann, la myéline s'arrête auparavant avec une limite assez irrégulière, de sorte qu'il apparaît, au delà de son bord noir, un espace clair en forme de croissant ou de demi-lune et qui paraît

légèrement granuleux ou homogène (fig. 7, Pl. I). A première vue, l'étranglement en paraît agrandi d'autant; mais, en considérant la forme de la membrane de Schwann, on reconnaît qu'il a ses dimensions normales. Cet effet est dû à ce que le réactif, qui a diffusé au niveau de l'étranglement, a refoulé la myéline avant de la coaguler.

Cette disposition se rencontre encore plus fréquemment sur les nerfs dissociés directement dans la solution d'acide osmique, méthode sur laquelle je vous donnerai des détails dans ma prochaine leçon.

Il est un fait que l'on observe constamment sur les tubes nerveux traités par l'acide osmique, mais que l'on remarque surtout nettement lorsque la myéline a été refoulée comme nous venons de dire, c'est la diminution du diamètre du cylindre-axe, sur une certaine longueur à partir de l'étranglement. Il est possible que la diffusion du liquide agisse sur lui pour le réduire et le fixe seulement ensuite. Toujours est-il que ce retrait ne se montre pas sur les tubes nerveux observés directement dans le picrocarminate ou traités par le nitrate d'argent.

Je dois vous parler encore de ce qui s'observe sur les nerfs complétement fixés et durcis par l'acide osmique, et dissociés sans ménagements ou avec trop de violence. On y remarque des interruptions de la myéline, perpendiculaires à l'axe de la fibre et qui n'ont aucune analogie avec les incisures. Cette modification provient de ce que la myéline, devenue cassante, a été brisée en ces points par les mouvements imprimés aux tubes nerveux pendant la dissociation, tandis que la membrane de Schwann et le cylindre-axe, qui ont gardé leur souplesse, ont résisté. Au niveau des fractures, il est facile de voir le cylindre-axe dénudé au milieu de la fibre et de distinguer sur les bords le double contour de la membrane de Schwann. La démonstration de cette mem-

brane est si simple sur ces préparations, qu'il me paraît tout à fait inutile de vous indiquer les procédés employés par les auteurs dans ce but, tels que l'immersion dans la potasse caustique, l'acide acétique bouillant, etc.

Il me reste à vous dire quelques mots des noyaux qui sont situés sous la membrane de Schwann. Les noyaux constituent une partie importante du segment interannulaire. Ils sont placés dans une encoche de la myéline, qu'ils ne remplissent pas exactement. Le reste de la cavité est occupé par une masse protoplasmique granuleuse.

La myéline se limite vis-à-vis de cette encoche par un bord irrégulier et le plus souvent par des festons convexes. Quelquefois même, mais non d'une façon constante, on voit, comme Key et Retzius[1] l'ont indiqué, des gouttelettes de myéline libres contenues dans le protoplasma qui entoure le noyau.

Les noyaux et les détails relatifs à leur situation se distinguent facilement, quand on les connaît déjà, sur des préparations au picrocarminate, dans lesquelles on a fait pénétrer très-lentement la glycérine. Mais, si l'on veut les observer nettement, il est préférable de les colorer par le réactif, après que les tubes nerveux ont été fixés par l'acide osmique. Pour que la coloration réussisse, il importe que l'acide osmique n'ait agi que pendant un temps très-court, et que les nerfs séjournent au moins pendant 24 heures dans une solution de picrocarminate à 1 pour 100.

On peut également colorer au moyen du rouge d'aniline les noyaux des tubes nerveux fixés par l'acide osmique. Cette

[1] Axel Key et Retzius, *Studien in der Anatomie des Nervensystemes*, Arch. f. micr. Anat., 1873, t. IX, p. 350.

méthode, que Neumann[1] a recommandée, pour la première fois, dans ses recherches sur la dégénération des nerfs, a l'inconvénient de ne pas donner une coloration persistante.

La masse protoplasmique que l'on distingue autour du noyau est beaucoup plus étendue chez les jeunes animaux que chez les adultes, comme je l'ai indiqué, et chez eux on la voit manifestement doubler la membrane de Schwann dans une certaine étendue (fig. 9, Pl. I). C'est là un fait dont l'observation est très-facile, et je suis surpris qu'un histologiste français l'ait contesté et surtout qu'il l'ait trouvé étonnant.

J'ajouterai, en terminant, que les préparations de nerfs tendus et fixés par l'acide osmique sont les meilleures pour apprécier le rapport entre le diamètre et la longueur du segment interannulaire, rapport constant quand les fibres proviennent d'un animal adulte et à l'état physiologique.

Enfin, cette méthode est la meilleure pour démontrer que, chez les mammifères, je pourrais même dire chez les vertébrés en général, à l'exception peut-être des poissons, le segment interannulaire ne possède qu'un seul noyau, situé à distance à peu près égale des deux étranglements.

[1] Neumann, *Degeneration und Regeneration nach Nervendurchschneidungen*, Arch. der Heilkunde, 1868, p. 198.

CINQUIÈME LEÇON

(19 DÉCEMBRE 1876)

Tubes nerveux à myéline.

Tubes nerveux à myéline étudiés avec l'acide osmique. — 2° *Dissociation du nerf frais dans le réactif.* — Dangers de ce procédé : Précautions à prendre. — Avantages : Chaque tube nerveux est saisi immédiatement dans sa forme. — Résultats : Incisures de Schmidt très-nettes. — Segments cylindroconiques qu'elles séparent. — Inégalité de ces segments. — Incisures incomplètes. — Rapports variables du noyau avec les incisures. — Cylindres-axes nus. Ils possèdent une membrane d'enveloppe.

COUPES TRANSVERSALES ET LONGITUDINALES DES NERFS. — Nécessité que le nerf soit maintenu en extension pendant son séjour dans le réactif. — Procédés d'extension.

1° *Durcissement dans l'acide chromique.* — Degré de la solution. — Durée de l'immersion. — Procédés d'inclusion : Moelle de sureau. Mélange de cire et d'huile. Microtome. Procédé mixte. — Manière de faire les coupes. — Coloration par le carmin ammoniacal, par le picrocarminate. — Inclusion dans le baume du Canada ou dans la résine de Dammar.

Résultats : Forme étoilée du cylindre-axe. — Erreur de Roudanowski à ce sujet. Critique de son procédé. — La forme étoilée tient à la compression du cylindre-axe par les boules de myéline qui se sont formées entre lui et la gaîne de Schwann. — Confirmation de cette opinion par l'examen de coupes longitudinales. — Cylindres-axes qui ont conservé la forme ronde. — Explication de ce fait.

MESSIEURS,

Après avoir étudié les résultats que donne pour la connaissance de la fibre nerveuse la dissociation après macé-

ration dans l'acide osmique, j'arrive au second mode d'application de ce réactif. Il consiste, comme je vous l'ai déjà dit, à dissocier directement les nerfs frais, extraits d'un animal que l'on vient de sacrifier, dans une solution d'acide osmique à 1 pour 200.

Il semblerait au premier abord qu'il ne doit pas y avoir une grande différence entre ce procédé et le précédent; mais les procédés et les méthodes doivent être jugés par leurs résultats, et vous allez voir qu'ici les résultats sont tout autres que ceux obtenus par macération.

La dissociation directe dans l'acide osmique n'est pas difficile, mais elle présente pour l'opérateur un certain danger que l'on peut éviter à l'aide de quelques précautions. Je vous l'ai déjà dit, les vapeurs d'acide osmique sont très-irritantes; et comme pour dissocier il faut y bien voir et par conséquent regarder de près, on peut être certain qu'en dissociant des nerfs dans une soucoupe contenant de l'acide osmique, on aura de la conjonctivite. Pour se mettre à l'abri de cet accident autant que possible, on ne doit verser dans la soucoupe qu'une petite quantité de la solution, et l'on interpose, entre la table sur laquelle elle est placée et les yeux, une vitre tenue horizontalement par un support; on arrive ainsi à se préserver à peu près de l'action irritante de ces vapeurs. Du reste, la conjonctivite qu'elles produisent ne dure pas; elle passe au bout de 24 heures.

Les avantages de cette méthode sont faciles à saisir. Lorsqu'un nerf volumineux est plongé, suivant le procédé que je vous ai d'abord indiqué, dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100 ou 1 pour 200, les parties périphériques sont saisies d'abord, puis le réactif pénètre plus profondément, et les parties centrales ne sont atteintes que d'une façon tardive. Si les faisceaux nerveux sont petits, il n'y a pas d'inconvénient à cela, car il ne s'écoule qu'un temps relative-

ment court jusqu'à ce que l'acide osmique ait pénétré au centre. Mais si la solution n'est pas très-abondante et si le volume du nerf est plus considérable, s'il s'agit par exemple du sciatique du chien, du chat ou même du lapin, vous pourrez reconnaître sur des coupes transversales qu'au bout de vingt-quatre heures les petits faisceaux des nerfs sont noirs en totalité, mais que le gros faisceau ne présente qu'une couronne de tubes colorés en noir par l'osmium, tandis qu'une partie centrale plus ou moins étendue est encore blanche. Il est vrai que, si l'on avait laissé agir plus longtemps la solution, les parties centrales auraient été gagnées également; mais auparavant il s'y serait produit des modifications cadavériques, que le réactif aurait fixées, au lieu de la forme normale.

Vous voyez par là quelle importance il y a à ce que l'action de l'acide osmique soit rapide et quel avantage nous tirons de la dissociation directe du nerf frais dans le réactif. Par ce moyen, en effet, chaque tube nerveux est immédiatement entouré, dans toute son étendue, de la solution et saisi par elle avant d'avoir éprouvé aucune altération. Grâce à son action chimique énergique, l'acide osmique fixe immédiatement les éléments dans leur forme.

Il est clair que la dissociation elle-même n'a pas pu se faire sans une action traumatique qui a modifié ou altéré certaines parties, et que, même dans ce procédé, ce ne sont plus des tubes nerveux intacts et normaux que pénètre la solution. Mais ces tractions, ces déchirures, ces cassures seront précisément d'un grand intérêt; nous nous en servirons pour reconnaître certains détails de la structure du tube nerveux et de la myéline en particulier.

J'ai dissocié de cette façon des nerfs de chat, de lapin et de grenouille. Prenons par exemple un nerf sciatique de grenouille, sur lequel il est plus commode d'opérer à cause

de la disposition spéciale sur laquelle nous avons insisté antérieurement (p. 32); dissocions-le rapidement avec les précautions indiquées et portons-le ensuite dans l'eau où l'excès d'acide diffusera. Parmi les éléments dissociés, choisissons soit des tubes isolés, soit des groupes de tubes un peu séparés les uns des autres; amenons-les sur la lame de verre, ajoutons une goutte d'eau, mettons la lamelle sans comprimer et examinons.

Les tubes nerveux peuvent se présenter dans différents états. Nous en distinguerons deux principaux : celui où le tube nerveux est encore recouvert de la membrane de Schwann, et celui où, dépouillé de cette membrane dans une de ses portions, il n'y est plus constitué que par la myéline et le cylindre-axe.

Parmi les tubes nerveux encore recouverts de la membrane de Schwann, nous en verrons qui montrent les incisures de Schmidt de la façon la plus remarquable. Les membres cylindro-coniques qu'elles séparent se recouvrent comme les tuiles d'un toit et se terminent par des angles très-aigus à la face interne de la gaîne de Schwann d'une part, de l'autre à la surface du cylindre-axe, où ils lui forment, sur une certaine longueur, une gaîne très-mince (fig. 5 et 6, Pl. I). Au moment où l'on vient de faire la préparation, on peut voir les incisures devenues très-profondes et un peu élargies; entre les deux segments de myéline colorés en noir qu'elles séparent, l'espace est assez grand pour qu'on y puisse distinguer des filaments incolores transparents, qui passent de l'un des segments à l'autre. Ces filaments semblent sortir de la myéline et sont assez comparables à ceux que nous avons vus s'échapper de l'extrémité des nerfs sectionnés; ils éprouvent bientôt des modifications, ils se gonflent, deviennent de plus en plus transparents, et bientôt les deux segments ne se trouvent plus séparés que par

un espace clair, incolore, qui paraît résulter de leur fusion.

Cette observation semble prouver qu'après l'immersion peu prolongée dans l'acide osmique la myéline n'est pas absolument fixée, puisqu'elle peut encore donner des filaments analogues à ceux qui se produisent dans l'eau. C'est là un fait important, que nous reconnaîtrons encore mieux sur les tubes nerveux qui sont dans le second état que nous avons distingué, et auxquels nous arrivons maintenant. Les portions de tubes nerveux dépouillées de la gaîne de Schwann se rencontrent surtout à l'extrémité des nerfs sectionnés. Vous verrez sous un de ces microscopes une préparation qui vous en montrera le détail (fig. 8, pl. I). Le cylindre-axe, légèrement contourné, porte une série de corps de forme variable, colorés en noir. Ces corps ne sont autre chose que des fragments de myéline, et rappellent les segments séparés par les incisures. Quelques-uns de ces segments présentent des échancrures arrondies (*a*, fig. 8, Pl. I) sur lesquelles je dois attirer votre attention; en effet, cette observation prouve qu'il existe des incisures incomplètes n'allant pas jusqu'au cylindre-axe.

Un autre fait qui vous frappera, c'est que ces fragments de myéline ont un diamètre beaucoup plus considérable que celui du tube nerveux d'où ils proviennent. La myéline s'est donc gonflée après le traitement par l'acide osmique, mais sans éprouver de changements dans sa forme générale.

Considérons maintenant d'un peu plus près les segments limités par les incisures. Leur longueur est très-variable, même quand on les compare dans un seul tube nerveux. Quelquefois on en compte quatre ou cinq à peu près égaux disposés à la suite l'un de l'autre, puis cette série est interrompue par un segment très-long ou par un segment très-court. Leurs extrémités sont toujours en forme de cône allongé, et s'emboîtent les unes dans les autres. Le plus gé-

néralement, le cylindre qu'ils forment est creusé d'une cavité conique à l'une de ses extrémités, pour emboîter le cône précédent, tandis qu'à l'autre extrémité, il est effilé en pointe pour s'emboîter dans le suivant. Mais on rencontre aussi des segments coniques à leurs deux extrémités et d'autres qui présentent au contraire deux cavités à leurs deux bouts, de sorte que les incisures sont obliques en sens inverse. J'appellerai ces segments, segments cylindro-coniques ou cylindres creux (*Hohlcylinder*, Kuhnt), pour éviter la confusion avec les segments interannulaires.

Ce qu'il y a de mieux pour se rendre compte de la longueur des segments séparés par les incisures, c'est d'examiner les préparations après refoulement de la myéline. Vous vous rappelez qu'à propos des étranglements incomplets et pour nous rendre compte de leur formation, nous avons comprimé le nerf en un point avant de le plonger dans l'acide osmique. Nous avons alors observé sur les parties les plus voisines du point comprimé des barres transversales très-nettes. Ces barres, avons-nous dit, correspondent aux incisures de Schmidt, ou plutôt à la base du cône qu'elles limitent. Comme elles sont très-nettes, et qu'il est facile de les compter et de les mesurer, on peut juger aisément de leur grande irrégularité et comme longueur et comme alternance (fig. 5, Pl. I).

Les segments cylindro-coniques n'ont donc aucune ressemblance avec les segments interannulaires, qui, comme nous l'avons montré, affectent la plus grande régularité et ont sur la même fibre la même longueur.

Une autre question à soulever ici, c'est le rapport du noyau du segment interannulaire avec les incisures et les membres qu'elles séparent. Je vous ai montré qu'il n'y a entre deux étranglements qu'un seul noyau, situé à peu près à égale distance de l'un et de l'autre. Il est intéressant

de savoir comment ce noyau se comporte relativement aux segment cylindro-coniques. A l'aide de la méthode de dissociation dans l'acide osmique, il nous sera facile de nous en rendre compte. L'examen des préparations qu'elle nous fournit, surtout lorsqu'elles ont été colorées par le picrocarminate, nous prouve que ce rapport n'est pas constant, car le noyau s'y montre tantôt au niveau d'un segment cylindro-conique, tantôt à cheval sur une incisure.

D'après Lanterman[1], les étranglements annulaires ne seraient qu'un cas particulier des incisures de Schmidt, et devraient dès lors être considérés simplement comme des incisures plus profondes que les autres. Il soutient même que chaque segment cylindro-conique possède un noyau distinct.

Je ne sais pas comment cet observateur s'y est pris pour découvrir un noyau au niveau de tous les segments cylindro-coniques. Je me suis servi des meilleures méthodes pour rendre les noyaux apparents, par exemple de la teinture au picrocarminate ou au rouge d'aniline après dissociation du nerf frais dans l'acide osmique, et jamais, ni chez la grenouille, ni chez le lapin, ni chez les autres mammifères, je n'ai pu découvrir plus d'un noyau dans le segment interannulaire.

Cette observation suffit pour établir, comme nous le verrons encore mieux plus tard, l'individualité histologique du segment interannulaire, et pour montrer par conséquent que les étranglements annulaires ont une signification morphologique tout à fait différente de celle des incisures.

Sur les préparations obtenues par dissociation dans l'acide osmique, colorées au picrocarminate et dans lesquelles on a

[1] Lanterman, *Ueber den feineren Bau der markhalt. Nervenfaser*, Arch. f. micr. Anat., t. XIII, p. 6.

fait pénétrer très-lentement sous la lamelle un mélange de picrocarminate et de glycérine, certains cylindres-axes dégagés de leur gaîne de Schwann et de leur gaîne de myéline flottent librement dans la préparation. Ils sont colorés en rose, et même en rouge très-vif lorsque le picrocarminate a séjourné longtemps et n'a été remplacé par la glycérine que très-progressivement. En les examinant attentivement, on peut se convaincre qu'ils possèdent un bord très-mince, incolore, tandis que la partie médiane, colorée en rouge, présente une striation oblique entre-croisée. Ce bord clair correspond à une gaîne enveloppante, mais il faut avoir recours à d'autres préparations pour le démontrer.

Les méthodes à l'aide desquelles on arrive aux premières notions certaines sur la gaîne cylindraxile, sont les coupes transversales, dont nous allons nous occuper maintenant.

COUPES TRANSVERSALES ET LONGITUDINALES DES NERFS.

Différents réactifs ont été mis en usage pour durcir les nerfs sur lesquels on se propose de pratiquer des sections. Ceux qui sont employés le plus souvent sont l'alcool, l'acide chromique, les bichromates de potasse et d'ammoniaque, et l'acide osmique.

L'alcool, dont on se servait beaucoup autrefois, est aujourd'hui d'un usage bien plus limité. Nous le réserverons pour compléter le durcissement partiellement obtenu au moyen d'autres réactifs, et pour l'étude de certaines particularités des nerfs, dont il sera question plus tard.

Avant de passer en revue ces réactifs et les résultats qu'ils permettent d'obtenir, je dois vous indiquer un prin-

cipe général, dont il est essentiel de tenir compte, quel que soit le procédé de durcissement dont on se sert : le nerf doit être tendu avant d'être plongé dans le liquide durcissant. Je vous ai montré, en effet, il y a quelques jours, que, lorsque les nerfs ne sont pas tendus, les tubes nerveux qui les constituent présentent des plis ondulés. Il suit de là que, si l'on soumet au durcissement un segment de nerf sans le maintenir en extension, les tubes nerveux seront fixés dans cette forme plissée, ou formeront même des zigzags plus accentués encore, puisque le liquide durcissant ne pourra qu'augmenter leur retrait. Les coupes transversales que l'on pratiquera ensuite rencontreront donc les différents tubes nerveux plus ou moins obliquement, suivant le point du zigzag qui sera atteint, et, tandis que les uns seront coupés à peu près transversalement, d'autres pourront être sectionnés presque suivant leur longueur; il sera donc impossible de faire ainsi une coupe régulière et démonstrative qui permette de les comparer entre eux. Dans les coupes longitudinales, les ondulations des faisceaux donneront lieu à des irrégularités analogues.

Il est donc essentiel qu'un nerf soit tendu, lorsqu'on veut le faire durcir pour y pratiquer des coupes. On peut dans ce but le disposer le long d'une tige de bois, sur laquelle on le maintient dans l'extension par deux ligatures, comme nous avons dit précédemment; on peut aussi le suspendre à un fil par une de ses extrémités, tandis qu'à l'autre on attache un poids. Il est essentiel de faire les ligatures avec précaution. Il pourrait arriver, en effet, qu'une ligature trop serrée ou serrée avec trop de violence coupât les tubes nerveux à son niveau et ne maintînt plus que la gaîne du nerf. Dans ce cas, non-seulement les tubes nerveux seraient libres de se replier, mais ils seraient en outre refoulés par la ligature, de telle sorte que dans le nerf durci ils présenteraient

des zigzags plus accusés que si le nerf n'avait pas du tout été soumis à l'extension.

Je commence par les détails relatifs au durcissement des nerfs dans l'acide chromique.

Les solutions d'acide chromique doivent être faites à 1 ou à 3 pour 1000; elles doivent être très-abondantes. Vous trouverez du reste des renseignements à ce sujet dans tous les traités de technique. Le temps nécessaire pour obtenir un durcissement suffisant varie d'une à trois semaines, suivant la grosseur du nerf et la quantité de la solution employée. Le plus souvent il est avantageux, pour augmenter la consistance du nerf et pour faciliter la section, de le soumettre ensuite à l'action de l'alcool, après l'avoir laissé dans l'eau un temps suffisant pour enlever l'excès d'acide chromique.

Passons maintenant à la manière de pratiquer les coupes. A moins qu'il ne s'agisse du sciatique du cheval ou du bœuf, les nerfs que l'on soumet au durcissement sont trop minces pour pouvoir être saisis commodément entre les doigts; de plus, bien qu'ils soient durcis, ils ont encore une certaine flexibilité qui leur permettrait de se dérober plus ou moins sous la pression du rasoir et amènerait à faire des coupes irrégulières. Il est donc nécessaire, pour les maintenir, de les inclure dans une masse que l'on puisse tenir à la main sans fatigue. J'entre dans tous ces détails, parce que, si vous voulez répéter les observations et les expériences dont je vous entretiens, ils sont indispensables à connaître.

Le premier procédé dont je vous parlerai consiste à inclure les nerfs dans de la moelle de sureau. A cet effet, on perce dans l'axe d'un fragment de cette moelle un trou avec

une aiguille et on l'agrandit, comme vous me le voyez faire ici, en en déprimant les parois jusqu'à ce que le segment nerveux y entre librement. On y engage ce dernier et l'on plonge le tout dans l'eau. Ce liquide, pénétrant dans les cellules de la moelle de sureau, qui ont été comprimées, les gonfle et les fait revenir à leur volume primitif. Au bout d'un instant, comme vous pouvez le constater, l'espace entre la moelle de sureau et le nerf a disparu, et l'objet est solidement maintenu par pression dans la cavité qui lui reste.

Dans un second procédé d'inclusion, on se sert d'un mélange de cire et d'huile, dont on calcule les proportions de telle façon qu'à froid il ait à peu près la même consistance que l'objet à y inclure. Ce mélange est chauffé modérément au-dessus d'un bec de gaz ou d'une lampe à alcool jusqu'à fusion. Pour le contenir, on prépare une petite cuvette rectangulaire en papier, sur le fond de laquelle on fixe le nerf dans la position favorable pour faire la coupe, au moyen d'une épingle passée à son extrémité ; il est bon d'attendre, pour verser le liquide dans cette cuvette, jusqu'au moment où il sera près de se solidifier, de manière à ne pas risquer d'altérer les éléments par la chaleur. On obtient ainsi, après refroidissement, un petit cube commode à tenir à la main, grâce auquel on pratique à volonté sur le nerf inclus des coupes longitudinales et transversales.

Le mélange de cire et d'huile peut aussi être versé dans le microtome ; à cet effet, on introduit dans la douille de cet instrument un disque en liége qui y glisse à frottement et peut être élevé plus ou moins au moyen de la vis. La boîte cylindrique à fond mobile que l'on se procure ainsi peut être utilisée comme la cuvette de papier dont nous venons de parler. Les coupes au microtome sont faciles à faire et suffisent pour certaines observations ; mais à main

libre il est possible d'en pratiquer de beaucoup plus minces, et il vaut mieux s'exercer à les faire de cette façon.

Le rasoir doit être mouillé pour que les coupes n'adhèrent pas à sa surface; on se sert à cet effet d'alcool ordinaire qui se répandra plus également sur la lame que de l'eau pure, parce qu'il dissout en partie la graisse qui reste à sa surface. Les coupes se font le plus commodément d'arrière en avant.

Un troisième procédé d'inclusion, que j'appellerai procédé mixte, consiste à creuser dans un morceau de moelle de sureau une petite cavité rectangulaire, ou à peu près. Le nerf y est fixé au moyen d'une épingle, et la cavité remplie avec le mélange de cire et d'huile. Après le refroidissement, l'épingle est retirée, et le tout forme une seule masse facile à tenir à la main.

L'inclusion dans la moelle de sureau ne doit être mise en usage que lorsque le nerf a une consistance ferme; autrement il est écrasé par la pression qu'exerce sur lui cette moelle lorsqu'elle se gonfle dans le liquide. Si le nerf n'est pas complétement durci, il vaut mieux se servir du procédé mixte que je viens de vous indiquer.

Ce procédé est certainement un des meilleurs, car il réunit les avantages de tous les autres. L'objet est maintenu solidement; de plus, comme la moelle de sureau est très-compressible, on peut, pour donner plus de sûreté à la main, la refouler avec le rasoir en appuyant dessus et se servir de sa surface comme d'un plan résistant sur lequel l'instrument est guidé. La moelle de sureau ainsi employée tient lieu de microtome, avec cette différence que sa surface est souple, et qu'elle peut être atteinte par le rasoir sans que le tranchant de l'instrument ait à en souffrir.

Après durcissement dans l'acide chromique, les coupes, faites à l'aide d'un des procédés que nous venons d'indiquer,

sont plongées pendant quelques minutes dans l'eau pour les laver. On peut les colorer à l'aide de différents réactifs; celui qui est le plus fréquemment mis en usage est le carmin. Quelques gouttes d'une solution ammoniacale de carmin sont ajoutées à de l'eau distillée jusqu'à ce que celle-ci prenne une coloration rose ; le liquide ainsi teinté est filtré et reçu dans une soucoupe, au fond de laquelle on a disposé une rondelle de papier à filtrer sur laquelle devront être placées les coupes.

Voici pourquoi. Si les coupes reposaient directement sur le fond du vase, elles y adhéreraient et, la solution ne pouvant se renouveler à leur face inférieure, elles ne seraient pas suffisamment colorées sur cette face. Le papier à filtrer empêche l'adhérence au fond de la soucoupe; sa porosité permet le renouvellement constant du liquide et assure la coloration complète.

Cette coloration se fait lentement; elle est d'ordinaire suffisante au bout de 12 à 24 heures, et en général le temps nécessaire pour l'obtenir est d'autant plus long que les pièces ont séjourné plus longtemps dans l'acide chromique. Si ce séjour a été très-prolongé, la coloration ne se produit plus du tout. Dans ce cas, du reste, les pièces sont devenues cassantes et les coupes que l'on peut en faire ne valent plus rien.

Le picrocarminate produit une coloration beaucoup plus rapide; il suffit d'une demi-heure à une heure, suivant la durée du séjour préalable dans l'acide chromique. J'aurai l'occasion de vous parler encore de ce réactif à propos des autres procédés de durcissement.

Quand la coloration est complète, les coupes sont lavées dans l'eau pour enlever l'excès de la matière colorante (elles peuvent y séjourner plus ou moins longtemps sans inconvénient), puis elles sont déshydratées par immersion d'abord dans l'alcool ordinaire, puis dans l'alcool absolu. Mises

alors sur la lame de verre, on y laisse tomber une goutte d'essence de térébenthine ou d'essence de girofle qui se substitue à l'alcool et rend l'objet transparent. Grâce à leur haut indice de réfraction, ces substances, en imbibant toutes les parties du tissu, suppriment les différences de réfraction, et c'est ce qui détermine la transparence. Pour les préparations non colorées, on ne pourrait se servir de ce procédé, car c'est précisément au moyen de leur différence de réfraction que l'on distingue les éléments; mais ici, il est sans inconvénient.

Lorsqu'elles ont été éclaircies, les coupes sont conservées dans le baume du Canada dissous par le chloroforme, ou dans la résine de Dammar dissoute par l'essence de térébenthine.

Passons maintenant à l'étude des préparations et examinons d'abord des sections transversales. Un premier fait nous frappera : le cylindre-axe, qui jusqu'à présent nous avait paru avoir une forme cylindrique et qui, par conséquent, sur une coupe transversale devrait être représenté par un cercle, a une forme étoilée (fig. 5, Pl. II); ou, pour mieux dire, son bord est constitué par une série de lignes concaves limitant des angles saillants. Sur toutes les préparations faites après durcissement dans l'acide chromique, la plupart des cylindres-axes ont cet aspect. Nous devons nous demander quelle est la raison de cette forme singulière.

Il y a quelques années, Roudanowski[1], qui avait observé cette même figure, non pas après durcissement des nerfs par l'acide chromique, mais après un autre traitement dont

[1] Roudanowski, *Observation sur la structure des tissus nerveux d'après une nouvelle méthode*. — Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, t. II, 1865, p. 225.

nous allons parler, émit l'opinion qu'elle correspondait à la véritable forme du cylindres-axe; il crut même voir des anastomoses transversales entre les cylindres-axes de tubes nerveux voisins.

Cette observation était contraire à tout ce qu'on savait jusqu'alors, car jamais, sur des nerfs dissociés par n'importe quelle méthode, on n'avait pu remarquer aucune trace de ces anastomoses.

Le procédé qu'employait Roudanowski consistait à pratiquer les coupes sur des pièces fraîches après les avoir congelées, et à les colorer par une infusion de cochenille. Puis il les plaçait sur la lame de verre où il les laissait sécher pour les déshydrater avant de les éclaircir par l'essence de térébenthine et de les inclure dans le baume. On conçoit aisément combien la dessiccation peut altérer les éléments délicats; du reste, déjà auparavant, l'action de l'eau contenue dans l'infusion de cochenille devait produire dans la myéline les altérations dont nous avons parlé (p. 32). On comprend sans peine comment, par suite de ces diverses causes d'erreur réunies, Roudanowski a dû arriver à des idées inexactes sur la structure du cylindre-axe.

Nous devons vous dire maintenant comment se produit, d'après nous, la forme étoilée des cylindres-axes que l'on observe sur les coupes transversales des nerfs traités par l'acide chromique. Faisons remarquer d'abord que, si nous prolongeons les lignes concaves qui limitent le cylindre-axe, nous arriverons à dessiner entre lui et la gaîne de Schwann une série de cercles. Dès lors, on est conduit à penser que, sous l'influence du réactif, la myéline a donné naissance à une série de boules qui, en agissant sur le cylindre-axe encore mou, lui ont fait prendre la forme étoilée qu'il présente sur les coupes transversales.

Pour justifier notre opinion, nous devions faire des

coupes longitudinales. Sur ces dernières, nous avons pu remarquer que les cylindres-axes ne présentent pas des cannelures rectilignes dans toute leur longueur, comme on aurait pu s'y attendre, mais qu'ils sont irréguliers et comme déchiquetés (fig. 2, Pl. II). Les cavités en forme de calottes sphériques, qui limitent leur surface, sont situées dans différents plans et se montrent nettement comme les empreintes de corps arrondis.

L'hypothèse que nous avons formulée devient donc rationnelle. Sous l'influence de l'acide chromique faible, la myéline s'est altérée et a formé des boules, qui, remplissant tout le sac limité par la gaîne de Schwann, ont comprimé le cylindre-axe. Grâce au durcissement consécutif, ce dernier a conservé la forme qu'il avait reçue, comme la conserverait un bâton de cire à modeler qui aurait été comprimé par des billes disposées autour de lui. La forme que présente le cylindre-axe est par conséquent passive; elle a été produite par action extérieure, et la figure étoilée de sa coupe transversale est simplement la moulure des boules de myéline. L'erreur de Roudanowski a donc été de prendre pour une forme normale ce qui n'était qu'une déformation par pression extérieure.

Si j'ai attiré votre attention sur ce fait, c'est que j'ai voulu vous montrer qu'une forme, même très-nettement marquée et qui paraît constante, comme celle du cylindre-axe dans ce genre de préparation, peut être due entièrement à des causes extérieures.

Dans cette description, nous avons négligé jusqu'ici un certain nombre de tubes nerveux qui, sur la coupe transversale, se montrent avec un aspect bien différent des autres. Le cylindre-axe qu'ils contiennent, au lieu d'être irrégulier et anguleux, comme ceux que nous venons de décrire, apparaît dans leur intérieur sous la forme d'un cercle

régulier. La substance qui l'entoure et qui s'étend jusqu'à la membrane de Schvann est claire, transparente, à peine teintée, tandis que, dans les tubes dont nous avons parlé tout d'abord, il existe à la même place une surface plus réfringente, moins transparente et colorée en brun. Il ne faudrait pas conclure de la différence de ces images à l'existence dans les nerfs de deux espèces de tubes nerveux distincts. Les premières images sont produites par des tubes nerveux sectionnés au niveau des segments interannulaires et à une certaine distance des étranglements, tandis que les secondes sont fournies par des tubes nerveux sectionnés au niveau, un peu au-dessus ou un peu au-dessous des étranglements, c'est-à-dire dans les points où la myéline a été refoulée à la suite de la pénétration du réactif.

Je signale cette disposition, qui dans son ensemble a été figurée (fig. 8, Pl. II), à l'attention des anatomo-pathologistes, parce qu'ils étudient les nerfs sur des coupes, après les avoir fait durcir au moyen de l'acide chromique.

Dans la prochaine leçon, nous poursuivrons cette recherche, et, à l'aide d'autres méthodes, vous pourrez reconnaitre que la forme étoilée du cylindre-axe est artificielle, et qu'en réalité il est régulièrement cylindrique.

SIXIÈME LEÇON

(20 DÉCEMBRE 1876)

Tubes nerveux à myéline.

Coupes transversales et longitudinales des nerfs (suite). — *Durcissement dans le bichromate d'ammoniaque.* — Degré de la solution. Nécessité d'une macération de longue durée. — Coupes transversales : Forme bombée de la coupe. Nécessité de faire des coupes incomplètes pour permettre aux tubes nerveux de se disposer à plat. Striation concentrique de la myéline. Gaîne autour du cylindre-axe ou gaîne de Mauthner. — Espace périaxile de Klebs. — Coupes longitudinales : Irrégularités de forme du cylindre-axe. Ces irrégularités observées après des maladies ont été considérées à tort comme pathologiques.

Durcissement dans l'acide osmique. — Durée variable de la macération suivant l'épaisseur du nerf. — Nécessité de compléter le durcissement par la gomme et l'alcool. Procédé spécial pour enlever la gomme. — Résultats : Aspects divers des tubes nerveux. — Leur explication au moyen des incisures et des étranglements annulaires. — Diamètre considérable du cylindre-axe.

Examen du nerf vivant sans l'emploi d'aucun réactif. — Difficulté de cet examen dans les conditions ordinaires. — Sa facilité dans le poumon de la grenouille au moyen de l'appareil de Holmgren. Description de cet appareil et de son fonctionnement. — Disposition des nerfs dans le poumon de la grenouille. Il y existe des tubes nerveux isolés. — Double contour des tubes nerveux vivants. — Opinion contraire des auteurs classiques, d'après lesquels le double contour est dû à une coagulation. — Origine et critique de cette idée de la coagulation.

Messieurs,

Nous continuerons aujourd'hui l'analyse des tubes nerveux à myéline, en étudiant les résultats que l'on obtient sur

des coupes après durcissement dans le bichromate d'ammoniaque.

La solution de bichromate d'ammoniaque dont on se sert est à 2 pour 100. C'est la formule indiquée par Gerlach, qui a conseillé ce réactif, et en effet ce degré de concentration est très-convenable pour le durcissement.

La quantité du liquide doit être abondante ; pour un segment du nerf sciatique du chien ou du lapin, par exemple, il faut en prendre 100 ou 200 grammes. Le durcissement se produit avec une très-grande lenteur ; il faut plusieurs mois pour qu'il soit suffisant et permette de faire de bonnes coupes. Même au bout d'un an de macération dans ce liquide, les pièces sont encore excellentes pour l'étude.

Je commencerai par les coupes transversales. Ces coupes doivent être faites de préférence à main levée par un des procédés que je vous ai indiqués dans la dernière leçon. Le durcissement de la pièce étant loin d'être aussi complet qu'après l'action de l'acide chromique, les coupes, dégagées et flottant dans l'eau, ne conservent pas leur forme. Leur surface, au lieu de rester plane, devient légèrement bombée dans un sens ou dans l'autre au niveau de chaque faisceau nerveux. Cela tient à ce que, sous l'influence du réactif, il s'est produit un retrait de la gaîne de ces faisceaux, de sorte que les tubes y sont contenus avec un certain degré de pression. La tranche mince du tissu étant isolée dans l'eau et libre par ses deux faces, les tubes nerveux de chaque faisceau, tendant à occuper un plus grand volume, se déjettent de telle façon que, les extérieurs devenant plus ou moins obliques, ceux du centre sont soulevés ou déprimés, et la section de chaque faisceau présente une surface convexe ou concave. Si l'on vient alors à appliquer une lamelle sur cette coupe, il s'y produit des plis qui gênent l'observation.

Pour obvier à cet inconvénient, il faut diriger le rasoir obliquement, de manière à ne pas comprendre la gaîne du gros faisceau, s'il s'agit du nerf sciatique du chien par exemple, dans toute sa circonférence.

Les tubes nerveux peuvent dès lors s'écarter les uns des autres et se disposer régulièrement, en entr'ouvrant l'anneau incomplet de la gaîne. Ces sections transversales incomplètes d'un faisceau nerveux sont les meilleures pour l'étude.

La coloration au carmin se produit beaucoup plus facilement après l'action du bichromate d'ammoniaque qu'après celle de l'acide chromique; il faut même prendre garde qu'elle ne devienne pas trop intense. La solution de carmin ammoniacal doit être faiblement teintée; et, lorsqu'elles y auront séjourné 15 à 20 heures, les préparations seront très-suffisamment colorées. Avec le picrocarminate à 1 pour 100, il suffit d'une demi-heure pour que la coloration soit complète.

Ces préparations peuvent être conservées, soit dans la glycérine, soit dans le baume, en suivant les procédés et en prenant les précautions que je vous ai indiqués dans la dernière leçon.

Parlons d'abord des préparations conservées dans la glycérine. Elles montrent d'une manière très-nette une disposition intéressante, et qui est connue depuis longtemps. Vous pourrez la reconnaître sur la préparation placée sous un de ces microscopes et que vous examinerez à un fort grossissement (fig. 1, pl. II); vous y verrez, au centre de chacun des tubes nerveux coupés en travers, le cylindre-axe coloré en rouge sous la forme d'un cercle à peu près régulier. Ce cylindre-axe cependant n'est pas coloré dans toute son épaisseur, il est entouré d'un anneau incolore qui le

sépare de la myéline. Cela nous conduit à admettre qu'il est composé de deux substances : l'une centrale qui se colore par le carmin, l'autre périphérique qui demeure incolore. Ce fait a été signalé d'abord par Mauthner et se trouve aujourd'hui indiqué dans les traités classiques. Mauthner[1] a été aussi le premier à décrire la disposition de la myéline en zones concentriques, zones que vous pourrez très-facilement reconnaître dans la même préparation.

Poursuivons l'étude de ces deux points d'observation, en commençant par le cylindre-axe. La partie de ce cylindre qui ne se colore pas correspond à une gaîne. Cette gaîne est admise aujourd'hui par quelques auteurs, Todaro[2] et Kuhnt, par exemple. Mais je vois qu'il s'introduit à ce sujet dans la science une confusion, à laquelle je crois nécessaire de vous rendre attentifs. Sur le cylindre-axe isolé et examiné dans sa longueur, nous avons pu reconnaître, vous vous en souvenez, une portion externe plus ou moins irrégulière ou dentelée. Cette sorte de membrane, sur laquelle Kuhnt a attiré l'attention et qu'il considère comme la gaîne du cylindre-axe, est simplement formée par le prolongement aigu des segments cylindro-coniques. L'extrémité de ces cônes est, en effet, comme on peut le voir sur les préparations par dissociation dans l'acide osmique, extrêmement effilée, et elle se prolonge sur une grande longueur du cylindre-axe. L'ensemble de ces prolongements, y restant adhérent lorsqu'il s'isole, constitue la gaîne cassottée et fragmentée que montrent les figures du mémoire de Kuhnt[3].

[1] Mauthner, *Beitræge zur Kenntniss der morphol. Elemente des Nervensystems*, Acad. des sciences de Vienne, t. XXXIX.

[2] Todaro, *Sulla struttura dei plessi nervosi*, Roma, 1872.

[3] Kuhnt, *Die peripherische markhaltige Nervenfaser*, Arch. f. micr. Anat., t. XIII, 1876, p. 427. — Dans un article tout à fait récent (*Centralblatt*, décembre 1876), Kuhnt revient sur les segments de Schmidt et sur la gaîne

Il ne faut donc pas confondre cette gaîne fragmentée, qui appartient réellement aux segments cylindro-coniques, avec la gaîne claire proprement dite, indiquée par Mauthner.

A propos de cette dernière, que j'appellerai provisoirement gaîne de Mauthner, j'ai encore à vous fournir un renseignement. Il y a déjà longtemps que Klebs[1] a décrit autour du cylindre-axe un espace vide, qu'il appelle espace périaxile, et qui formerait d'après lui comme un manchon dans lequel les liquides pourraient circuler au dedans de la myéline.

Je crois que l'espace périaxile de Klebs n'existe pas normalement, et qu'il se produit par suite du retrait qu'éprouve le cylindre-axe dans les réactifs. Il n'en est pas de même de la gaîne de Mauthner, qui a au contraire une existence réelle. Ce qui le prouve, c'est que le cercle incolore qui la représente se montre nettement sur les tubes sectionnés au niveau d'un étranglement annulaire, et par conséquent dans un point où la myéline est absente ou est devenue granuleuse. En effet, si ce cercle correspondait à un liquide maintenu par la gaîne de myéline, il ne devrait pas se montrer sur des points où la myéline n'existe pas ou du moins est suffisamment transformée pour ne pouvoir pas lui servir de barrière.

Je devrais vous parler maintenant du second point sur lequel a porté notre observation : les zones concentriques de la myéline. Mais, comme ces zones se voient beaucoup plus nettement par un autre mode de préparation dont j'aurai

en question. Il admet que ces segments, qu'il appelle cylindres creux (*Hohlcylinder*), sont intimement unis à la gaîne du cylindre-axe et que celle-ci est interrompue comme la gaîne de myéline au niveau des incisures. Il admet même qu'il y a entre deux segments une membrane transversale qui va, de la gaîne cylindraxile à laquelle elle est intimement unie, jusqu'à la gaîne de Schwann. Nous y reviendrons plus loin.

[1] Klebs, *Die Nerven der organischen Muskelfasern*, Virchow's Arch., t. XXXII, p. 179.

à vous entretenir dans un instant, je n'y insisterai pas ici.

Avant d'arriver à ce procédé, je dois vous indiquer encore les résultats généraux que l'on obtient par l'examen des préparations faites au moyen du bichromate d'ammoniaque.

Si les préparations, au lieu d'être conservées dans la glycérine, sont montées dans le baume de Canada, la gaîne de Mauthner peut encore être observée, mais les stries concentriques de la myéline sont beaucoup moins nettes.

Je passe maintenant aux coupes longitudinales. Elles ne présentent jamais une surface bombée comme les transversales, car la gaîne étant ouverte dans toute sa longueur, les tubes nerveux peuvent se disposer régulièrement les uns à côté des autres. Après un séjour de sept à huit heures dans le picrocarminate, les cylindres-axes sont colorés; ils présentent certaines dispositions que je dois vous signaler, parce que, bien qu'elles existent à l'état normal, elles ont été décrites comme des altérations pathologiques; elles sont simplement dues à l'action des réactifs.

Si la coupe est assez mince, tous les cylindres-axes sont colorés en rouge. La plupart sont réguliers; mais quelques-uns d'entre eux présentent des renflements ou des amincissements, distribués d'une manière irrégulière. Parfois un cylindre-axe s'est rompu, puis s'est retiré dans sa gaîne de myéline, en revenant sur lui-même ou en se plissant en zigzag. Certains anatomo-pathologistes, ayant rencontré ces différentes dispositions dans des nerfs atteints d'inflammation, les ont considérés comme de nature inflammatoire; mais, je le répète, sur des nerfs parfaitement normaux, enlevés à n'importe quel animal vivant et traités par le bichromate d'ammoniaque, on trouvera des cylindres-axes

modifiés dans leur forme comme ceux que je viens de décrire.

J'arrive au dernier réactif durcissant dont je me propose de vous parler, l'acide osmique en solution à 1 pour 100 ou à 1 pour 200. Le temps pendant lequel il faut y laisser séjourner le nerf varie suivant son épaisseur, et aussi suivant la quantité et le degré de concentration du liquide. On reconnaît qu'un nerf est suffisamment pénétré par l'acide osmique, quand, en faisant une coupe d'essai, on constate qu'il est entièrement noir jusqu'à son centre. Il est alors mis pendant quelques heures dans l'eau, puis, également pendant quelques heures, dans l'alcool ; ensuite il est plongé pendant un jour dans une solution légère de gomme arabique, qui remplit les interstices, et finalement dans l'alcool fort qui, en durcissant la gomme, lui donne une consistance convenable.

Les coupes transversales doivent être extrêmement minces, autrement elles sont entièrement noires ; aussi, pour les faire, ne doit-on pas se servir du microtome, qui ne permettrait pas d'atteindre à une finesse suffisante. La section sera pratiquée à main levée, et le rasoir tenu de façon à faire un angle très-léger avec la surface du nerf, de manière que la coupe aille en mourant avant d'atteindre la totalité du faisceau nerveux. On obtiendra ainsi des parties de la coupe d'une minceur extrême et sur lesquelles on pourra faire une bonne observation.

A mesure qu'elles sont enlevées, les coupes sont placées dans l'alcool, mais elles ne sont pas débarrassées ainsi de la gomme qu'elles renferment. Le procédé généralement employé pour enlever la gomme, et qui consiste à faire macérer les coupes pendant quelques heures dans l'eau distillée, ne pourrait convenir pour des sections aussi fines ; en effet, dès que la gomme est dissoute, rien ne retient plus les tu-

bes nerveux les uns aux autres, et la lame mince se dissocie. Il faut donc avoir recours à un artifice, et voici celui dont nous nous sommes servis.

La coupe étant disposée sur la lame de verre porte-objet dans l'alcool, l'excès de ce liquide est enlevé avec du papier à filtrer; on laisse tomber sur la préparation une goutte d'eau et l'on dépose la lamelle; puis, sur le bord de cette dernière, on met trois ou quatre gouttes d'eau (phéniquée pour éviter le développement des microphytes) et l'on place le tout dans une chambre humide. Au bout de vingt-quatre heures, la petite quantité de gomme que renferme la préparation est dissoute et l'on fait pénétrer lentement la glycérine, sans que les éléments soient déplacés.

Les préparations ainsi obtenues vont nous permettre de vous donner une explication des couches concentriques de la myéline que nous avons observées après l'action du bichromate d'ammoniaque. Les tubes nerveux y présentent plusieurs aspects différents que nous allons énumérer.

Dans les premiers (*a*, fig. 7, pl. II), la membrane de Schwann forme un contour arrondi, à l'intérieur duquel la gaîne de myéline dessine un large feston noir; au milieu se trouve le cylindre-axe, qui présente un aspect légèrement granuleux, et qui a un diamètre beaucoup plus considérable que sur les préparations faites par d'autres procédés de durcissement (acide chromique, bichromate d'ammoniaque, alcool, etc.).

D'autres tubes nerveux (*b*, fig. 7, pl. II) ont un aspect différent des premiers en ce qu'ils ont deux couronnes de myéline festonnées, l'une externe plus épaisse, l'autre interne beaucoup plus mince, séparées l'une de l'autre par un espace clair très-net.

Dans une troisième forme (*c*, fig. 7, pl. II), c'est au con-

traire la couronne externe qui est la plus mince, tandis que l'interne est plus épaisse.

Quatrièmement, on trouve des tubes (*d*, fig. 7, pl. II) où les deux couronnes sont d'égale épaisseur.

Enfin, un dernier aspect que présentent ces tubes et qui

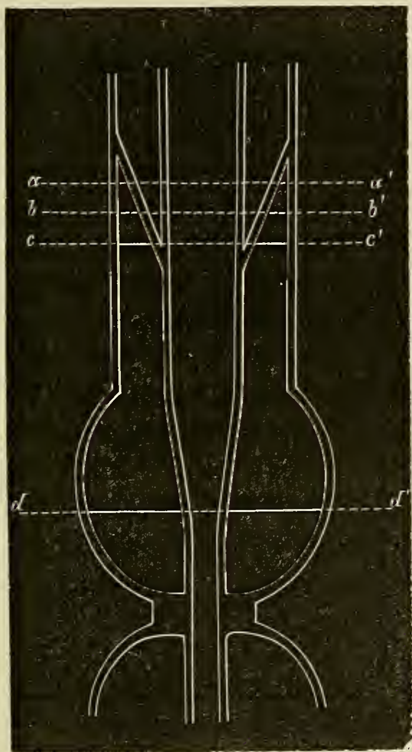


Fig. 8. — Schéma d'une coupe longitudinale d'un tube nerveux, comprenan un étranglement et une incisure de Schmidt. Le renflement biconique du cylindre-axe n'a pas été figuré.

n'est pas le moins singulier, est le suivant (*e*, fig. 7, pl. II): à l'intérieur de la membrane de Schwann se montre une gaîne de myéline unique, mais pâle, grisâtre, festonnée, beaucoup plus large que sur les autres tubes, tandis que le

cylindre-axe est réduit à un espace central beaucoup plus restreint.

Il est facile de donner l'explication de ces différents aspects lorsque l'on connaît les étranglements annulaires et les incisures obliques. En effet, si nous supposons un tube nerveux coupé au niveau d'un des cylindro-cônes de Schmidt, la section de ce cylindro-cône ne donnera lieu qu'à une couronne unique de myéline. Si, au contraire, la section a atteint un tube nerveux au niveau d'une des incisures, nous retrouverons sur la coupe une couronne interne de myéline correspondant au cylindro-cône emboîté et une couronne externe correspondant au cylindro-cône emboîtant. Les épaisseurs relatives de ces couronnes devront varier suivant que la section aura atteint un point de l'incisure plus ou moins rapproché du cylindre-axe. La simple inspection de la figure 8, page 93, fait comprendre le cas où il y a une couronne unique. Si la coupe est faite en *cc'*, il y aura une couronne externe épaisse, une couronne interne mince, et inversement une couronne interne épaisse et une couronne périphérique mince si elle atteint le tube en *aa'*. Si la coupe est faite en *bb'*, les deux couronnes seront d'égale épaisseur.

Reste à donner l'explication de la dernière figure (*e*, fig. 7, pl. II). Vous vous souvenez qu'à propos des étranglements annulaires, je vous ai parlé de sortes de poches ou de sacs incomplets de la gaîne de Schwann qui déterminent à l'extrémité du segment un renflement dans lequel est accumulée la myéline. Je vous ai fait remarquer aussi qu'à ce niveau le cylindre-axe est aminci. Si un tube nerveux est coupé immédiatement au-dessus d'un étranglement en *dd'*, par exemple (fig. 8, p. 93), le cylindre-axe sera représenté par un cercle central beaucoup plus petit et la myéline occupera une étendue considérable ; sur les bords, elle

présentera des saillies convexes correspondant aux poches de myéline qui existent sur le renflement terminal du segment.

J'ajouterai, pour être complet, que sur certains tubes on distingue entre la gaîne de Schwann et la couronne de myéline une figure semi-lunaire (*s*, fig. 7, pl. II) ; elle correspond à la coupe transversale d'un noyau au niveau duquel le tube a été sectionné.

Je pourrais vous indiquer encore d'autres méthodes de durcissement, mais il n'y aurait à cela aucune utilité.

Je terminerai cette revue des différents procédés d'étude du tube nerveux par l'exposé de la méthode la plus simple de toutes : l'observation du nerf vivant, faite sans l'emploi d'aucun réactif.

Les nerfs peuvent être observés à l'état vivant sur des muscles minces, comprimés entre la lame et la lamelle ; mais comme, dans ces conditions, ces derniers reviennent sur eux-mêmes, les nerfs qu'ils contiennent sont plus ou moins plissés, et il est difficile de faire une observation exacte des détails de leur structure.

Le meilleur organe pour les étudier est le poumon de la grenouille, où ils existent en nombre assez considérable et possèdent une structure élégante.

Autrefois, pour observer au microscope le poumon de la grenouille, on le faisait saillir à travers une incision pratiquée à la paroi abdominale. Le plus souvent, dans ces conditions, la grenouille avale de l'air et son poumon gonflé se prête à l'examen, mais elle peut également le dégonfler subitement et le soustraire ainsi à l'expérimentateur au moment le plus intéressant de l'observation. Si nous ajoutons que l'on est gêné par le corps de l'animal pour bien disposer et éclairer le poumon, et que cet organe, ayant une surface

convexe, ne peut pas être mis au point dans une étendue suffisante, on comprendra que cette expérience histologique était une des plus difficiles.

Mais aujourd'hui, grâce à un appareil très-ingénieux inventé par M. Holmgren[1], tous les temps de cette expérience sont admirablement réglés.

Cet appareil repose sur une planchette assez grande pour y étendre commodément la grenouille. Cette planchette est percée d'un trou recouvert d'une lamelle de verre; en ce point et au-dessus de ce trou, se meut au moyen d'une crémaillère un disque de laiton (*a*, fig. 9) portant une autre lamelle de verre, disposée parallèlement à la première et pouvant par conséquent s'en écarter plus ou moins. La grenouille étant curarisée, une incision longitudinale est pratiquée à la paroi abdominale au-dessous de l'aisselle; le poumon faisant hernie par cette ouverture et étant gonflé comme nous allons le dire, il est facile de le disposer entre les deux lamelles de verre; on abaisse alors le disque de manière à comprimer légèrement l'organe, et l'on obtient de cette façon le double avantage d'examiner une surface plane au lieu d'une surface convexe et de pouvoir employer de très-forts grossissements, puisque l'objectif n'est séparé du poumon que par une lamelle de verre très-mince.

Pour gonfler à volonté le poumon de la grenouille et empêcher l'animal de le dégonfler, M. Holmgren se sert d'une canule (C, fig. 9) introduite dans la glotte et maintenue à demeure par un fil passé dans le maxillaire inférieur de l'animal. Afin que l'occlusion soit complète et que l'air ne puisse pas passer dans l'interstice entre la fente ovalaire de la glotte et la circonférence de la canule, cette dernière

[1] Holmgren, *Methode zur Beobachtung des Kreislaufes in der Froschlunge*, Beitraege zur Anatomie und Physiologie, als Festgabe Karl Ludwig von seinen Schuelern gewidmet. Leipzig, 1874.

est enveloppée à son extrémité d'un manchon membraneux (*m*) susceptible de se gonfler par l'insufflation même du poumon et d'obturer complétement la glotte. Ce manchon est fabriqué avec un segment du gros intestin d'une grenouille; lorsque la canule y est introduite, le manchon est lié sur elle en deux points distants l'un de l'au-

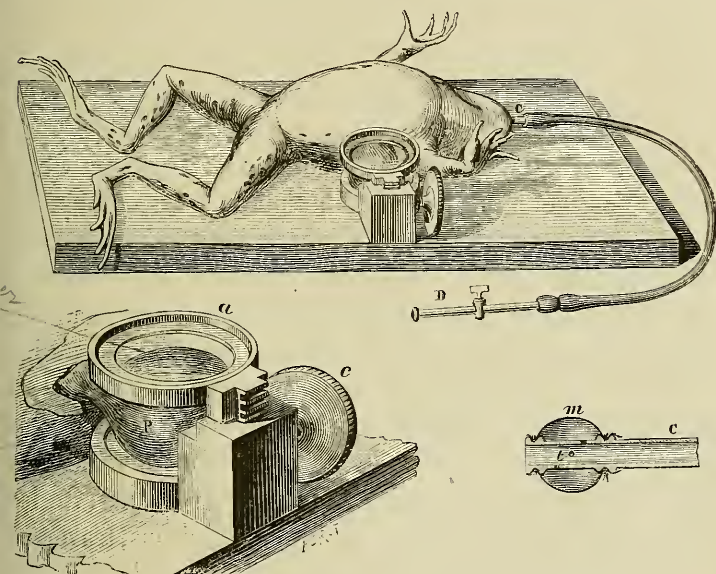


Fig. 9. — Appareil de Holmgren pour l'observation de la circulation dans le poumon de la grenouille. — C, canule introduite dans la glotte; *m*, membrane distendue pour obtenir l'obturation au moment de l'insufflation. — D, canule à robinet; *a*, cercle de laiton portant une lamelle de verre que l'on peut abaisser sur le poumon P, en se servant de la crémaillère *c*.

tre d'environ 5 millimètres, et où ont été pratiquées des rainures pour que le fil ne glisse pas. Afin que ce manchon se remplisse d'air par l'insufflation, des trous percés dans la paroi de la canule le mettent en communication avec le calibre *t* de cette dernière.

La canule étant introduite dans la glotte, on insuffle, au

moyen d'un tube en caoutchouc qui y est adapté, une certaine quantité d'air; le poumon dilaté fait hernie par la plaie latérale et on le dispose, comme nous l'avons dit, entre les deux lames de verre. Un robinet D ou à son défaut une pince à pression continue, adaptée à l'autre extrémité du tube en caoutchouc, maintient le gonflement.

Holmgren a surtout utilisé son appareil pour l'examen de la circulation, mais il est excellent aussi pour l'étude des nerfs vivants.

J'arrive à vous parler maintenant de la forme des nerfs dans le poumon et de leur distribution dans cet organe. La paroi du sac pulmonaire de la grenouille est constituée de dedans en dehors par une séreuse viscérale revêtue d'un endothélium polygonal, puis par une couche connective et musculaire. De cette couche partent des cloisons de 1 à 2 millimètres de haut qui partagent la face interne du poumon en une série d'alvéoles en forme de godets. Les nerfs ne sont pas dans ces cloisons connectives, puisqu'ils sont destinés aux muscles lisses situés immédiatement sous la séreuse. On les voit, en effet, après avoir suivi les grandes cloisons, traverser directement les alvéoles, et, comme à ce niveau la paroi du sac est très-mince, rien d'important n'empêchera les rayons lumineux d'arriver à l'œil de l'observateur.

Aussi trouvons-nous, au niveau des alvéoles, des nerfs dont la disposition est admirable pour l'analyse microscopique. Ces nerfs peuvent être composés de vingt ou trente tubes nerveux ; mais ils en ont généralement beaucoup moins, de quatre à six, et l'on voit même se détacher de ces faisceaux des nerfs qui ne renferment qu'un seul tube nerveux à myéline et qui parcourent de longs espaces avant d'arriver à leur terminaison ; j'ajoute que ces nerfs contiennent des cel-

lules ganglionnaires, ce qui nous permettra d'étudier ces cellules à l'état vivant. J'y reviendrai dans le courant de nos recherches.

A l'aide de cette méthode, on peut observer sur les tubes nerveux une série de faits intéressants. Le premier que je vous signalerai, c'est que le tube nerveux à myéline possède un double contour. Ce fait ne vous paraîtra peut-être pas extraordinaire ; mais lisez tous les auteurs classiques, et vous y verrez que le tube nerveux vivant se présente comme une baguette de verre avec un simple contour, et que le double contour que l'on voit sur les nerfs isolés dans l'eau ou dans tout autre milieu est le résultat de la coagulation de la myéline. Il est évident que ces auteurs n'ont jamais observé de tubes nerveux à l'état vivant, car, comme vous allez le voir sur la grenouille disposée devant vous, le double contour est aussi bien marqué sur ces tubes que sur ceux qui ont été traités par l'acide osmique. Il n'y a aucune différence à ce sujet.

Je vous ai déjà dit, à propos de l'historique, comment est née cette idée de la coagulation de la myéline. J'y reviens en deux mots. Lorsque Remak, après avoir dissocié les nerfs dans l'eau, y eut découvert le cylindre-axe, Henle, qui faisait le compte rendu des travaux histologiques contemporains, en les analysant et en les critiquant tout à la fois, se laissa entraîner, par son esprit de critique, à contester l'existence de ce cylindre-axe qu'il n'avait pas vu. Il n'avait jamais observé de nerf vivant, mais il supposait *à priori* au tube nerveux une certaine constitution. En dissociant dans l'eau, il voyait bien le double contour de la myéline limiter un cylindre central qui correspondait au ruban primitif de Remak ; mais, comme plus tard la myéline se gonflait et prenait des formes irrégulières qui dépassaient et finissaient par masquer complétement le ruban central, il en

conclut que ce dernier n'était qu'une apparence. Le double contour de la myéline qui le limitait devait donc être une apparence aussi et ne pas correspondre à quelque chose de normal. Henle l'attribua à une coagulation de la couche périphérique de la myéline et supposa que les fils et les boules, qu'il voyait plus tard se former dans cette substance, n'étaient que la suite de ce processus de coagulation plus avancé et se poursuivant plus loin vers le centre de la fibre.

C'est de là qu'est née l'idée de la coagulation. Comme vous le voyez, elle n'est pas due à une observation directe; c'est une idée de critique.

Cette idée que la myéline se coagule, une fois mise en avant par Henle, n'a plus été discutée; elle a été admise comme un fait démontré, et tous les auteurs l'ont adoptée sans chercher à la vérifier.

Prenez, par exemple, l'excellent traité d'histologie de Kölliker, et examinez à l'article *nerfs* le dessin[1] qu'il donne des tubes nerveux à myéline. Vous y verrez trois figures qui pourraient aussi bien représenter autant de baguettes de verre plus ou moins larges. Chacune d'elles est dessinée avec un contour d'ombre et des hachures accusant une forme régulièrement cylindrique. Ces figures représentent, d'après Kölliker, des tubes nerveux vivants, et dans son texte cet auteur dit expressément qu'à l'état vivant les tubes nerveux apparaissent comme des baguettes de verre, et que le double contour, quand il se montre, est le résultat de la coagulation.

Si j'insiste sur ces faits, ce n'est pas dans l'intention de blâmer Kölliker, pour lequel j'ai la plus grande considération. C'est seulement pour vous bien montrer que la no-

[1] Kölliker, *Traite d'histologie*, 2e éd. de la traduction française, p. 314, fig. 169, I, *a*, *b*, *c*.

tion de la coagulation a pris dans la science une solidité telle que l'auteur classique par excellence en histologie, celui dont la critique a remplacé celle de Henle, l'a adoptée telle qu'il l'a trouvée, sans la contrôler par une observation directe et sans remonter à sa source.

Après avoir constaté que les tubes nerveux à myéline présentent un double contour à l'état vivant, j'ai maintenant à vous exposer un certain nombre de faits relatifs à leur structure fine, que l'on peut observer à l'aide de la même méthode. J'en ferai l'objet de la prochaine leçon.

SEPTIÈME LEÇON

(26 DÉCEMBRE 1876)

Tubes nerveux à myéline.

EXAMEN DES TUBES NERVEUX A L'ÉTAT VIVANT (suite). — Étranglements annulaires. Ils sont d'autant plus accusés que le poumon est plus tendu. — Division des tubes nerveux au niveau des étranglements. — Situation des noyaux dans les segments. — Incisures. Nécessité d'un fort grossissement pour les percevoir, à cause du faible diamètre des tubes nerveux. — Entrecroisement des tubes nerveux.

RÉSUMÉ DES CONNAISSANCES ACQUISES SUR LE TUBE NERVEUX A MYÉLINE. — *Disposition générale.* — Longueur des tubes nerveux. — Division des tubes nerveux dans les nerfs, observée sur les tubes nerveux à myéline des nerfs de la rate. — Mode de préparation de ces nerfs. — Diamètre variable des tubes nerveux suivant les animaux, suivant l'âge, suivant les régions et suivant les nerfs.

Structure. — La myéline, la membrane de Schwann et le cylindre-axe sont-ils continus d'un bout à l'autre du tube nerveux? — Discontinuité de la myéline aux étranglements. — Anneaux de la gaîne de Schwann indiquant une soudure. — Continuité du cylindre-axe.

Le segment inter annulaire (le cylindre-axe non compris) constitue une individualité histologique. Il doit être comparé à la cellule adipeuse.

Analyse de la cellule adipeuse. — Étude de la formation de la graisse dans son intérieur. — Constitution de la cellule adipeuse adulte. — Le protoplasma recouvre toute sa périphérie. — Démonstration de ce fait au moyen de l'œdème expérimental produit chez le chien par la section du sciatique et la ligature de la veine-cave inférieure. — Mécanisme de cet œdème. Modifications qu'il détermine dans les cellules conjonctives et dans les cellules adipeuses.

Analyse morphologique du segment interannulaire, fondée sur la comparaison avec la cellule adipeuse. — Existence, sous la membrane de Schwann, d'une couche protoplasmique continue, réfléchie au niveau de l'étranglement et tapissant le cylindre-axe où elle forme la gaîne de Mauthner. — Les incisures correspondent à des cloisons protoplasmiques qui séparent la myéline en différentes masses.

Messieurs,

Nous avons commencé, dans la dernière leçon, l'étude des nerfs à l'état vivant. Après vous avoir indiqué la meilleure méthode à suivre, je vous ai signalé un premier fait important, à savoir que les tubes nerveux à myéline vivants, normaux, examinés sur un poumon dans lequel la circulation continue son cours, présentent un double contour évident.

Parmi les autres faits qui, dans cette observation, doivent attirer votre attention, le premier dont nous nous occuperons est relatif aux étranglements annulaires. Vous avez pu reconnaître ces étranglements sur les tubes nerveux du poumon de grenouille qui a été disposé devant vous. Ils sont d'autant plus nettement visibles que le poumon est plus distendu. Comme je vous l'ai fait remarquer, un des avantages de l'appareil de Holmgren consiste en ce que la distension du poumon est tout à fait à la disposition de l'observateur. Quand l'extension n'est pas complète, les nerfs sont revenus sur eux-mêmes et, sur les tubes nerveux repliés en zigzag, on reconnaît que la membrane de Schwann présente des plis, ce qui prouve, pour le dire en passant, qu'à l'état vivant, comme après l'action d'un certain nombre de réactifs que nous avons employés, cette membrane est souple, et ne possède qu'une élasticité limitée. Dans ces conditions, les étranglements annulaires sont serrés, et l'on n'y distingue que les extrémités convexes des deux seg-

ments qui les limitent. Mais quand le poumon est dans un état de distension complète, les nerfs sont tendus et les étranglements s'étalent, pour ainsi dire, de manière à bien montrer tous leurs détails. On reconnaît nettement dès lors les poches de myéline qui renflent les extrémités des segments, et, sur l'étranglement lui-même, la strie transversale, claire quand on éloigne l'objectif, obscure quand on le rapproche, que nous avons signalée comme l'expression optique du renflement biconique.

Un second fait, que vous pourrez observer sur ces nerfs vivants et dont je ne vous ai pas encore parlé, c'est la division d'un tube nerveux. Vous verrez assez souvent se détacher, d'un nerf constitué par quatre ou cinq tubes à myéline, un tube isolé qui prend une direction perpendiculaire ou oblique à celle du faisceau dont il émane. Examinez attentivement son origine, vous remarquerez qu'elle se fait au niveau d'un étranglement annulaire. Cet étranglement se reconnaît à première vue par l'interruption du double contour de la myéline et par la forme arrondie et renflée que présentent les extrémités des segments qui se font face. Le tube nerveux de bifurcation prend naissance à ce niveau par une extrémité renflée semblable aux deux autres.

Je me contente, pour le moment, de vous signaler ce mode de division d'un tube nerveux, parce que j'aurai l'occasion, à propos des terminaisons des nerfs, d'y revenir plus en détail.

Lorsqu'un nerf constitué par un seul tube à myéline est visible sur un long trajet à la surface du poumon, on peut, en déplaçant un peu la planchette sur laquelle est placée la grenouille, le suivre sur la longueur de plusieurs segments interannulaires dont on pourra aussi distinguer nettement les noyaux. Ces noyaux se montrent tantôt à gauche,

tantôt à droite, tantôt au-dessus, tantôt au-dessous du même tube nerveux; leur alternance sous ce rapport n'a rien de régulier. La masse de protoplasma grenue qui entoure le noyau se distingue aisément, bien qu'ici les contours de ce dernier ne soient pas aussi nettement limités que sur des préparations colorées au carmin.

Les incisures de Schmidt sont aussi parfaitement visibles; mais, pour les étudier, un grossissement considérable est nécessaire. Je vous les montre ici avec un objectif à immersion qui donne un grossissement de 800 diamètres. Dans ces conditions, le double contour du nerf vous apparaîtra avec des dimensions suffisantes pour que vous en puissiez suivre aisément tous les détails, et en particulier les stries obliques claires qui correspondent aux incisures en question.

Enfin, et pour terminer ce qui a trait à l'observation des nerfs vivants, je dois vous rendre attentifs à un autre fait, sur lequel j'aurai l'occasion de revenir plus tard, mais que je ne dois pas laisser échapper ici à votre examen. En considérant les faisceaux composés d'un petit nombre de tubes nerveux à myéline, vous verrez que ces tubes ne sont pas toujours disposés parallèlement les uns aux autres. Ils s'entrecroisent, surtout aux points où ils vont se séparer ou bien lorsqu'ils sont en rapport avec des cellules nerveuses. Cet entrecroisement, facile à constater, est évidemment normal. S'il s'agissait de nerfs isolés, on pourrait croire qu'il s'est produit une torsion par suite de la dissociation, mais ici les tubes sont tendus dans la membrane elle-même, et un déplacement de ce genre n'y est pas possible. L'entrecroisement est donc bien réel.

Dans les gros nerfs, on ne constate pas d'entrecroisement analogue, et, s'il y existe, ce dont je doute, il ne doit pas s'y faire en forte proportion. Il se montre au contraire

presque constamment dans les branches terminales des nerfs. J'aurai l'occasion d'y revenir.

Parmi les faits que nous venons d'observer sur les nerfs vivants, quelques-uns, les plus intéressants, ont été reconnus d'abord à l'aide des méthodes complexes que nous avons indiquées auparavant. L'expérience que nous venons de faire nous montre donc que, lorsqu'un détail de structure a été étudié à fond et bien vu, on peut le reconnaître même sur des objets beaucoup moins favorables. Je ne veux pas dire par là que dans tous les cas on puisse retrouver sur l'organe vivant tout ce que l'on a constaté à l'aide de procédés plus ou moins complexes, mais il en est ainsi dans le cas spécial des nerfs observés dans le poumon. En second lieu, puisque nous avons pu distinguer sur le nerf vivant tout ce que nous avaient montré les réactifs que nous avons employés, nous avons le droit d'en conclure que ces réactifs sont bons et que les résultats qu'ils nous ont donnés méritent confiance. Il n'y a pas en effet de différence fondamentale entre un nerf tendu examiné vivant au moyen de l'appareil de Holmgren et un nerf tendu fixé par l'acide osmique. J'emploie à dessein le mot fixé, car je mets de côté ici la coloration que donne l'acide osmique et je ne parle que de la fixation du nerf dans sa forme.

Avec l'examen des tubes nerveux à myéline dans le poumon de la grenouille, j'ai terminé la série des procédés d'étude de ces éléments. Jusqu'à présent je me suis borné strictement à vous indiquer les faits qui nous étaient révélés par telle ou telle méthode, sans insister sur la constitution du tube nerveux. J'ai maintenant à vous donner le résumé des connaissances que nous avons acquises. La synthèse des résultats que nous avons obtenus par cette analyse minu-

tieuse nous amènera à nous poser des problèmes que nous n'avons pas encore abordés, et qui sont en partie déjà résolus. Quant à ceux dont la solution est encore inconnue; nous les discuterons avec vous sous leurs différentes faces. Dans cette discussion, nous serons conduits, comme vous allez le voir, à chercher dans les autres éléments de l'organisme des analogies qui puissent nous guider. En procédant ainsi nous ne sortirons pas de notre programme. Cette comparaison des éléments les uns avec les autres rentre au contraire essentiellement dans le plan de l'anatomie générale microscopique.

En outre, nous aurons besoin de recherches particulières pour certains points spéciaux dont je ne vous ai pas parlé jusqu'ici, afin de ne pas encombrer notre sujet.

Les faits que nous avons constatés sur les tubes nerveux ont trait soit à leur disposition générale, soit à leur structure.

A propos de la disposition générale des tubes nerveux, il se présente une première question : Quelle est leur longueur ?

Il est évident que cette longueur varie suivant les animaux et suivant les nerfs; mais il n'est pas prouvé que chaque tube nerveux ait toute la longueur que nous lui supposons *à priori* d'après le nerf auquel il appartient et d'après la distribution de ce nerf. Comme, dans nos préparations, nous ne voyons jamais un tube nerveux que sur une étendue très-limitée, il serait possible qu'il se terminât à peu de distance en deçà ou au delà de notre champ d'observation.

Si nous faisons un certain nombre de préparations d'un nerf, par exemple du nerf sciatique, nous voyons, dans toutes, les tubes nerveux se terminer par des extrémités

sectionnées ; jamais ils ne nous montrent une terminaison naturelle, telle qu'on en rencontre par exemple dans les muscles pour les faisceaux primitifs. Comme ce fait s'est montré constamment dans tous les nerfs que nous avons examinés, nous pouvons en conclure qu'un tube nerveux s'étend depuis son centre d'origine jusqu'à sa terminaison périphérique.

Une seconde question intéressante est de savoir si, dans leur parcours, les tubes nerveux présentent des divisions. Nous n'en avons pas observé sur les différents troncs nerveux que nous avons soumis à la dissociation, comme, par exemple, le nerf sciatique, le nerf médian, etc. Mais il ne suit pas de là qu'il n'en existe pas en réalité, car avec le procédé que nous mettons en usage pour séparer les tubes nerveux, elles pourraient très-bien nous échapper. Supposons en effet un de ces tubes qui présenterait une division en forme de fourche ou d'λ. Si nous dissocions le nerf de bas en haut, nous déchirerons évidemment le point d'attache, et nous ne pourrons reconnaître la bifurcation.

D'autre part, les petits nerfs du poumon de la grenouille nous ont montré des exemples remarquables de divisions de tubes nerveux, et, comme nous aurons l'occasion de le voir plus tard, ces divisions sont communes dans les ramifications terminales des nerfs. Il s'agissait de savoir si ces divisions sont limitées aux rameaux périphériques ou si elles existent dans les troncs nerveux en général.

Parmi les nerfs sur lesquels des recherches relatives à cette question peuvent être faites, je dois vous signaler les nerfs de la rate. Chez le chien et le chat, animaux sur lesquels ont porté nos études, il est facile de découvrir et d'isoler ces nerfs dans le mésosplénique.

Constitués surtout par des tubes nerveux sans myéline,

dont nous nous occuperons bientôt, ces nerfs contiennent en outre quelques tubes à myéline. Comme nous possédons, d'une part, des réactifs qui nous permettront de rendre le nerf transparent dans toute son épaisseur, et que, d'autre part, grâce à l'acide osmique, nous distinguerons nettement les tubes à myéline épars au milieu des autres, on conçoit que les nerfs de la rate soient très-favorables pour élucider la question qui nous occupe.

Dans ce but, après avoir enlevé un segment de l'un des troncs nerveux de la rate, on le plonge dans l'acide osmique pendant quelques minutes, pour en fixer les éléments et colorer la myéline; puis il est mis pendant vingt-quatre heures dans le picrocarminate, et, après avoir été lavé, il est traité sur la lame de verre par l'acide acétique concentré. Ce réactif peut être employé sans crainte, car il est loin d'avoir après l'acide osmique l'action énergique qu'il aurait sur les tubes nerveux à l'état frais. Ensuite, on ajoute de la glycérine, on recouvre d'une lamelle et l'on pratique l'examen. Le nerf est devenu transparent. Au milieu d'une masse claire, parsemée de noyaux rosés, les tubes nerveux à myéline se détachent nettement et sont aussi faciles à étudier dans tous leurs détails que s'ils avaient été isolés. On a ainsi l'avantage de les examiner sans aucune des modifications que leur aurait fait subir l'action des aiguilles pendant la dissociation.

Parmi ces tubes, on en rencontre qui se bifurquent au niveau d'un étranglement annulaire. Cette observation nous montre que les tubes nerveux à myéline peuvent se diviser dans l'intérieur même des troncs nerveux; elle doit conduire à faire des recherches sur les autres nerfs pour savoir si, dans leur trajet, les tubes à myéline qui les constituent présentent des divisions du même genre.

Quelques mots maintenant sur le diamètre des tubes ner-

veux. Je dois vous dire d'abord que ce diamètre est excessivement variable, comme le montre une coupe transversale faite sur un nerf mixte par une des méthodes que nous avons indiquées (fig. 6, pl. II).

Je vous rappellerai que l'on peut aussi apprécier l'épaisseur des tubes nerveux lorsqu'ils ont été dissociés après l'action de l'acide osmique, et que l'on s'en rend compte également bien sur les nerfs vivants.

En considérant maintenant les espèces animales, nous devons reconnaître qu'il n'y a pas de rapport entre la taille des individus adultes et la largeur de leurs tubes nerveux à myéline. C'est ainsi que chez l'homme, le lapin, le chien, le rat et la grenouille, les plus gros tubes nerveux ont le même diamètre, tandis que chez quelques poissons, la raie par exemple, nous rencontrons des tubes nerveux dont l'épaisseur est trois fois plus considérable que celle des plus gros tubes nerveux des espèces que nous venons de citer.

Dans une même espèce, le diamètre des tubes à myéline varie suivant l'âge. Ils s'accroissent à mesure que l'animal grandit, jusqu'à ce qu'il ait atteint son complet développement.

On a divisé les tubes nerveux en catégories ; on en distingue de minces, de moyens et de gros. Cette classification est tout à fait arbitraire, car ils ont toutes les dimensions intermédiaires entre deux millièmes et trente millièmes de millimètre et même plus.

Nous abordons maintenant la seconde partie de ces considérations générales, celles qui sont relatives à la structure des tubes nerveux à myéline. Ici nous verrons les problèmes se présenter en foule.

L'analyse que nous avons faite du tube nerveux vous a

montré suffisamment combien sa structure est complexe. Nous avons à revenir sur toutes ses parties — la gaîne de Schwann, la gaîne de myéline, le cylindre-axe, les noyaux et le protoplasma des segments interannulaires, les étranglements annulaires, les incisures — pour les considérer au point de vue de leur ensemble et de leur signification morphologique.

Une première question que nous devons nous poser est celle-ci : la membrane de Schwann, la myéline et le cylindre-axe sont-ils continus ? S'étendent-ils sans interruption depuis l'origine du tube nerveux dans les centres jusqu'à sa terminaison périphérique ?

Pour la myéline, comme nous l'avons vu, le problème est résolu. Elle est interrompue au niveau de chaque étranglement annulaire. Nous vous avons démontré par une expérience (p. 61) que les étranglements incomplets admis par quelques auteurs sont le résultat de préparations insuffisantes, dans lesquelles la myéline a été déplacée artificiellement et a coulé d'un segment à l'autre en forçant ses barrières.

En ce qui regarde la membrane de Schwann, la question peut être discutée. Dans tous les cas, s'il existe pour cette membrane des interruptions, elles ne sont pas aussi complètes que celles de la myéline. Mais cependant nous avons trouvé qu'il y a, au niveau de chaque étranglement, une soudure qui la divise en autant de portions que le tube nerveux contient de segments interannulaires.

Quant au cylindre-axe, je commencerai par vous dire que j'admets *à priori* qu'il est continu. Certains auteurs m'ont fait dire le contraire, mais en cela ils ont été inexacts ; j'ai relu ce matin même mes anciens travaux et j'ai vu que nulle part je n'ai soutenu la discontinuité.

Mais, avant de discuter à fond cette question, il est néces-

saire que je vous entretienne de cette portion du tube nerveux que j'ai nommée segment interannulaire.

Le segment interannulaire constitue en effet une individualité histologique, et nous devons, avant d'aller plus loin, essayer de nous rendre compte de sa signification morphologique.

Dans ce but, cherchons, parmi les éléments de l'organisme mieux étudiés et plus anciennement connus, un élément qui puisse nous servir de point de comparaison. Cet élément, nous le trouverons dans la cellule adipeuse.

La cellule adipeuse est une cellule du feuillet moyen du blastoderme. C'est une cellule connective qui s'est différenciée et a acquis la fonction spéciale d'emmagasiner la graisse.

A ce propos, il est nécessaire que j'ouvre une parenthèse pour attirer votre attention sur un point que je crois d'une certaine importance. Si je vous dis que la cellule adipeuse a acquis la fonction spéciale d'emmagasiner la graisse, je n'entends pas cela dans le sens d'une spécificité absolue. En d'autres termes, je ne prétends pas que la cellule adipeuse ne possède que cette propriété ni qu'elle soit la seule à la posséder. Je vous l'ai déjà fait pressentir dans ma première leçon : je ne crois pas à la spécificité absolue en histologie. En effet, la propriété stéatogénique appartient à tous les éléments cellulaires de l'organisme. Il en est chez lesquels cette propriété est plus développée que chez d'autres, mais elle leur est commune à tous à un degré plus ou moins marqué. Ainsi, comme vous le savez, la graisse se rencontre en abondance, à l'état physiologique, dans la cellule hépatique, dans les cellules épithéliales des glandes sébacées, dans les cellules glandulaires de la mamelle pendant la lactation, enfin, dans les cellules cartilagineuses. A propos de ces dernières, je dois vous signaler un fait intéressant : pen-

dant la période d'évolution du cartilage, ses cellules produisent de la substance intercellulaire cartilagineuse, et leur fonction stéatogénique reste à l'état latent. Mais, lorsque le cartilage est arrivé à l'état adulte, cette fonction s'accuse de plus en plus, et l'on rencontre de la graisse dans presque toutes les cellules cartilagineuses. Bien que cette faculté de produire de la graisse appartienne à tous les cartilages, il en est cependant quelques-uns où elle est plus marquée, par exemple le cartilage du pavillon de l'oreille chez les rongeurs, le lapin, le rat, la souris, dont les cellules sont tellement chargées de matières grasses qu'elles ressemblent aux cellules adipeuses proprement dites.

Vous voyez par là que les cellules adipeuses n'ont rien d'absolument spécifique, puisque des cellules manifestement différentes peuvent avoir la même fonction, et que la dernière cellule que j'ai prise comme exemple, la cellule cartilagineuse, peut se remplir de graisse aussi complétement que la cellule du tissu adipeux.

Revenons maintenant à la cellule adipeuse, et examinons comment la graisse s'y produit.

Il est un premier fait facile à constater : la graisse se forme toujours dans le protoplasma de la cellule, et spécialement au voisinage du noyau.

Portons, par exemple, notre observation sur un embryon de bœuf d'une longueur de 30 à 50 centimètres ; après avoir pratiqué dans le tissu cellulo-adipeux sous-cutané de cet animal une injection interstitielle d'acide osmique, enlevons-en des lambeaux avec des ciseaux et examinons-les au microscope : nous pourrons observer dans un même lobule du pannicule adipeux des cellules aux diverses périodes de leur évolution. Les unes sont constituées par une simple masse de protoplasma munie d'un noyau. Elles sont à peine colorées par l'osmium. D'autres renferment des gra-

nulations ou des gouttelettes de graisse colorées en noir par le réactif. A un stade plus avancé, ces granulations graisseuses se sont fondues pour former une grosse goutte qui occupe la plus grande partie de la cellule, tandis que le noyau est refoulé à la périphérie avec le protoplasma. Dans ce dernier se montrent souvent, en nombre plus ou moins considérable, des gouttelettes et des granulations graisseuses isolées, destinées à faire bientôt partie de la masse graisseuse centrale en se confondant avec elle. Lorsque la goutte principale de graisse a acquis un certain volume, le protoplasma qui l'enveloppe présente, au niveau du noyau, une épaisseur notable, mais ailleurs il est réduit à une couche mince. La cellule ne présente pas encore de membrane secondaire, et, tandis qu'elle s'accroît, la lame protoplasmique qui l'entoure contient, surtout au voisinage du noyau, mais quelquefois dans des points plus éloignés, des granulations graisseuses, qui sont logées dans son épaisseur.

Lorsque la cellule adipeuse est entièrement formée, elle possède une membrane distincte. Le protoplasma est aplati et refoulé avec le noyau à la face interne de cette membrane; la goutte de graisse a pris un accroissement tel qu'elle masque plus ou moins, et quelquefois complétement, les autres parties constitutives de la cellule. Cependant, à l'aide de méthodes convenables, il est possible d'en déterminer exactement la structure et d'y reconnaître la membrane, le noyau sous-jacent et la lame protoplasmique dans laquelle il est placé.

Sur des préparations faites au moyen d'injections interstitielles d'une solution de nitrate d'argent à 1 pour 1000 dans le tissu cellulo-adipeux sous-cutané du chien, la membrane et les noyaux des cellules adipeuses sont si faciles à démontrer que je crois devoir passer sous silence les méthodes recommandées pour cela par les auteurs clas-

siques. Il est plus difficile de reconnaître la lame protoplasmique. On arrive cependant à la manifester aux environs du noyau en colorant ensuite avec le picrocarminate; mais ce procédé ne nous permet pas de nous assurer qu'il existe une couche de protoplasma entourant la goutte de



Fig. 10. Cellules adipeuses du tissu conjonctif sous-cutané d'un embryon de bœuf de 45 centimètres, après injection interstitielle d'acide osmique. Conservation dans la glycérine. — *a*, cellule adipeuse presque complètement développée dans laquelle on voit une boule de graisse colorée en noir par l'osmium, un noyau *n*, et des granulations graisseuses *g* dans la masse du protoplasma qui l'entoure. — *d*, cellule adipeuse au début de la formation de la graisse ; *b* et *c*, deux cellules présentant les stades intermédiaires. — 550 diamètres.

graisse sur toute sa périphérie. Pour le démontrer, il faut avoir recours à l'expérience suivante :

Cette expérience, que j'ai faite il y a déjà plusieurs années, consiste à modifier le tissu conjonctif par un œdème que l'on détermine en faisant la ligature de la veine cave inférieure au-dessous des veines rénales et en coupant le nerf sciatique. Ces deux opérations sont nécessaires, car l'hydropisie du tissu conjonctif n'est pas produite par la simple

ligature de la veine cave ; mais elle se manifeste lorsque le sciatique a été coupé, et seulement du côté correspondant à la section du nerf.

Cette expérience nous conduit à ouvrir une parenthèse et à nous demander quelle est la pathogénie de l'œdème. Vous savez tous que l'œdème est déterminé par une transsudation du sérum du sang à travers les parois des vaisseaux capillaires. Cette transsudation peut se produire et se produit en effet sous l'influence d'une augmentation de la tension du sang dans leur intérieur. Quand nous avons fermé la veine cave au moyen d'une ligature, la tension est bien augmentée dans les branches veineuses qui sont situées en deçà, mais elle n'est pas encore suffisante, dans les réseaux capillaires correspondants, pour amener la transsudation du sérum du sang. En revanche, si nous paralysons les artères par la section des nerfs vasomoteurs qui accompagnent le sciatique, la tension artérielle se transmet jusque dans les capillaires, le sang s'y accumule, et comme son retour par le système veineux est empêché ou tout au moins considérablement entravé, la pression augmente et devient suffisante pour déterminer la transsudation et l'hydropisie.

Douze à quinze heures après l'opération, le membre correspondant au nerf sciatique sectionné est augmenté notablement de volume, et tout son tissu cellulo-adipeux est infiltré de sérosité. Au moyen de ciseaux courbes, enlevons rapidement un fragment de ce tissu, plaçons-le sur une lame de verre, recouvrons-le d'une lamelle et examinons-le à un fort grossissement. Nous y verrons que les cellules de tissu conjonctif, qui sont plates et en forme de lames à l'état normal, sont revenues sur elles-mêmes et ont pris une forme globuleuse. Leur protoplasma qui, à l'état physiologique, était tassé et comme laminé en forme de membrane, a donc éprouvé un gonflement notable. Il présente une autre modification im-

portante. Dans son intérieur se sont formées des granulations ou des gouttelettes brillantes, dont la réfringence est un peu inférieure à celle des granulations graisseuses. Après l'action de solutions faibles d'acide chromique ou de bichromates alcalins, ces gouttelettes acquièrent la réfringence des granulations graisseuses et diminuent légèrement de diamètre. Elles ne sont donc pas constituées uniquement par de la graisse, car on sait que les granulations formées de cette substance n'augmentent pas de réfringence et ne diminuent pas de volume sous l'influence de ces réactifs.

En examinant à leur tour les cellules adipeuses, vous re-reconnaîtrez qu'autour de la masse graisseuse centrale et sur toute leur périphérie, elles présentent des gouttelettes semblables à celles que nous venons de décrire. Or, si ces gouttelettes se sont produites sur toute la périphérie de la cellule adipeuse et si elles sont semblables à celles qui se développent dans le protoplasma des cellules conjonctives dans les mêmes conditions, il faut en conclure qu'elles se sont développées pareillement dans du protoplasma. Il suit de là qu'il existe, pour les produire, sur toute la périphérie de la goutte de graisse, une couche de protoplasma doublant la membrane de la cellule.

Le résultat de cette expérience nous permet donc d'affirmer que, sous la membrane de la cellule adipeuse, il existe une couche continue de protoplasma.

Cette étude analytique de la cellule adipeuse nous était nécessaire pour nous fournir les éléments de la comparaison que nous voulons établir entre elle et le segment interannulaire.

Ce n'est pas, notez-le bien, et je veux y insister tout d'abord, que je croie la myéline une substance identique à la

graisse du tissu cellulo-adipeux. Mais aussi cette identité n'est pas du tout nécessaire pour la comparaison que nous voulons faire, attendu que la graisse elle-même est loin d'avoir toujours une composition identique dans l'organisme. Sans entrer dans le domaine de la chimie, il nous sera facile de l'établir par quelques exemples. Ainsi, vous le savez, le sébum et le lait sont bien différents l'un de l'autre. La graisse du lait est elle-même variable, comme le prouvent les variétés de consistance et de coloration du beurre. Voici encore à ce sujet une observation que nous allons faire ensemble. La grenouille, vous le savez, ne possède pas de tissu cellulaire sous-cutané et accumule sa réserve de graisse dans différents organes, et entre autres dans des appendices disposés au-dessous du foie et que l'on nomme appendices épiploïques. Ces appendices, très-développés chez les grenouilles bien nourries, comme vous pouvez le constater, sont des prolongements coniques translucides faciles à reconnaître. Chez les grenouilles amaigries, au contraire, soit par suite de la saison d'hiver, soit par un long séjour dans un laboratoire, comme celle que je vous présente maintenant, ils sont très-amincis et ne figurent plus que des cordons jaunâtres, d'un jaune ocreux, qu'il est même assez difficile de retrouver, lorsqu'on n'en connaît pas par avance la situation. Enlevons un de ces cordons, disposons-le sur une lame de verre et examinons-le au microscope. Les cellules adipeuses qui le constituent, au lieu d'être, comme chez l'animal en pleine santé, semblables à celles du tissu adipeux des mammifères, sont réduites ici à des vésicules, contenant des grains jaunes fortement ambrés. C'est à ces grains ambrés qu'est due la couleur ocreuse du cordon tout entier. Vous voyez que, sous l'influence de l'amaigrissement, la constitution de la graisse peut se modifier.

Ces différents exemples suffisent pour montrer que la graisse est loin d'avoir une constitution uniforme. Il en existe dans l'organisme plusieurs espèces différentes, parmi lesquelles on doit ranger la myéline.

Cette question étant éclaircie, supposons une cellule adipeuse allongée, remplie de cette graisse particulière que nous appelons la myéline, et traversée par un corps qui lui est étranger, le cylindre-axe : nous aurons le segment interannulaire.

La membrane de la cellule est représentée par la membrane de Schwann. Au niveau de l'étranglement annulaire, cette membrane est soudée avec celle du segment voisin, comme semble le démontrer l'anneau noir manifesté par le nitrate d'argent.

Au-dessous de cette membrane et aplati contre elle, se trouve le noyau cellulaire (noyau du segment), compris dans une lame de protoplasma. Ici, comme dans la cellule adipeuse, cette lame n'est pas limitée aux environs du noyau; elle double la membrane de Schwann dans toute son étendue. Arrivée au niveau de l'extrémité du segment, elle se réfléchit sur le cylindre-axe et le tapisse dans toute sa longueur. A son point de réflexion, la lame protoplasmique de l'un des segments s'adosse à celle du segment voisin tout autour du cylindre-axe, et c'est de cet adossement que résulte le renflement biconique. Je croirais même volontiers que ces deux lames adossées sont unies par une substance cimentante analogue à celle que l'on retrouve entre certaines cellules sans membrane, par exemple, entre les cellules musculaires du cœur.

D'après cette hypothèse, il y aurait donc, dans le segment interannulaire, comme dans la cellule adipeuse, une lame de protoplasma entourant une masse de graisse. Mais, au lieu de former une simple enveloppe, la lame

protoplasmique du segment se réfléchirait pour constituer dans l'intérieur de la masse graisseuse un tube dans lequel passerait le cylindre-axe.

On comprend dès lors facilement pourquoi le cylindre-axe, étudié sur des coupes transversales colorées au carmin, possède une partie périphérique incolore. Cette couronne, sur laquelle, ainsi que nous l'avons vu, Mauthner a attiré l'attention, correspond évidemment à la partie réfléchie de la lame protoplasmique, reste du protoplasma originaire de la cellule.

Il nous reste à expliquer dans notre conception les incisures de Schmidt. Si nous supposons que, lors de la formation de la myéline, il se soit conservé des prolongements de protoplasma allant de la lame protoplasmique superficielle à la lame protoplasmique qui entoure le cylindre-axe, nous concevrons que la myéline, au lieu de se réunir en une seule masse dans tout le segment, soit restée divisée en plusieurs cylindro-cônes emboîtés les uns dans les autres.

Cette manière de voir est confirmée par l'observation du mode de développement de la graisse dans les cellules adipeuses. Nous avons vu qu'elle apparaît d'abord à l'état de petites granulations qui se fondent seulement plus tard les unes avec les autres pour former des granulations plus considérables, et finalement une seule boule adipeuse. Nous pouvons concevoir que, dans le segment interannulaire, cette dernière fusion ne se fasse pas, et qu'entre les gouttes de myéline grossies il persiste des lames ou des débris protoplasmiques qui les séparent. Nous avons vu, et j'ai eu soin d'insister sur ce fait quand nous l'avons observé, que toutes les incisures ne vont pas jusqu'au cylindre-axe, et qu'il en existe aussi d'incomplètes, ne constituant que des sortes d'échancrures dans la myéline. Ces échancrures

seraient dues à des lames protoplasmiques plus petites, se détachant du protoplasma périphérique, sans atteindre la partie située autour du cylindre-axe.

Je ne vous donne pas toutes ces indications comme des faits démontrés. La question n'est pas étudiée depuis assez longtemps pour que l'on ait pu se faire à ce sujet une opinion fondée. C'est une simple hypothèse que j'énonce, et je ne voudrais pas affirmer que les incisures correspondent réellement à des lames protoplasmiques. Il est probable cependant qu'il en est ainsi, et, en tous cas, c'est la supposition la plus rationnelle que je puisse vous présenter.

Vous voyez que la comparaison du segment interannulaire avec la cellule adipeuse nous a permis de comprendre mieux la signification des différentes parties qui le constituent. Nous continuerons cette étude dans notre prochaine leçon, en nous occupant plus particulièrement du noyau du segment interannulaire et du cylindre-axe.

HUITIÈME LEÇON

(28 DÉCEMBRE 1876)

Tubes nerveux à myéline.

PROBLÈMES ET QUESTIONS. — *Nombre des noyaux que possède le segment interannulaire.* — Nerfs des raies et des torpilles. Dimension considérable de leurs segments. Coloration noire de leur cylindre-axe par l'acide osmique. — Double gaîne de leur tube nerveux. — Le segment interannulaire proprement dit ne possède qu'un noyau.

Continuité du cylindre-axe. — Conclusions à tirer de ce que les tubes nerveux à leur extrémité dépourvue de myéline ne présentent pas d'étranglements, pas plus que les fibres de Remak. — La potasse à 40 pour 100 ne révèle pas de soudure du cylindre-axe au niveau de l'étranglement.

Rôle des différentes parties constituantes du tube nerveux : La gaîne de Schwann maintient la myéline. — La myéline sert à protéger et peut-être à isoler le cylindre-axe. — L'étranglement annulaire et les incisures de Schmidt empêchent le déplacement de la myéline. — L'étranglement est la voie par laquelle le plasma nutritif arrive au cylindre-axe.

Le système des tubes nerveux à myéline est un appareil de perfectionnement spécial aux vertébrés supérieurs.

MESSIEURS,

Dans la dernière leçon, nous avons établi l'analogie du segment interannulaire avec la cellule adipeuse, et nous nous sommes rendu compte ainsi de la valeur morphologique de ses différentes parties. Il nous reste, pour être com-

plet, à insister sur plusieurs points que nous n'avons pas examinés à fond et que nous devons discuter maintenant.

Le premier a trait au nombre des noyaux que possède le segment interannulaire.

Vous avez vu que, chez les mammifères et chez les batraciens, il n'existe qu'un seul noyau, situé à peu près à égale distance des deux étranglements. Il y a quelques années, en poursuivant sur les poissons les recherches que j'avais commencées sur d'autres animaux, j'ai été amené à étudier les tubes nerveux à myéline des plaques électriques de la torpille. Leur étude chez cet animal présentait pour moi un double avantage, leur grande dimension d'abord, et ensuite l'existence d'organes spéciaux, où leur terminaison pouvait être facile à reconnaître. Mais avant de m'occuper de cette terminaison, il m'était nécessaire de bien connaître les troncs nerveux des plagiostomes, et c'est pourquoi je les ai examinés chez différentes espèces de ces poissons.

J'ai employé dans ces recherches l'acide osmique qui est, comme vous avez pu en juger, un excellent réactif, et je suis arrivé à reconnaître sur ces nerfs plusieurs faits intéressants, que je dois vous indiquer, avant de vous parler de celui qui a trait à la question qui nous occupe.

Les segments interannulaires ont chez les raies et les torpilles une longueur beaucoup plus grande que chez les mammifères. Tandis que, chez ces derniers, ils mesurent en moyenne de trois quarts de millimètre à un millimètre et demi, on rencontre des segments de tubes nerveux de la raie qui ont jusqu'à six et sept millimètres de longueur.

Si donc les segments interannulaires représentent des cellules, ce sont, comme vous le voyez, des cellules d'une dimension colossale. Je vous ferai remarquer que même des

cellules d'un millimètre, comme celles que représentent les segments interannulaires chez les mammifères, seraient déjà d'une grandeur extraordinaire. La longueur des segments chez la raie est, du reste, en rapport avec la dimension des tubes nerveux, car cette dimension est telle, que l'on peut, même à l'œil nu, y reconnaître les étranglements annulaires.

En second lieu, tandis que, chez les mammifères et les batraciens, les segments présentent à leurs extrémités des renflements élégants, chez les raies et les torpilles ils se terminent simplement par des cônes arrondis à leur sommet. L'étranglement lui-même n'est pas aussi marqué, aussi nettement incolore que nous l'avons observé chez les mammifères ; on dirait au premier abord qu'il est incomplet, car la coloration noire s'y poursuit sans interruption d'un segment à l'autre. Une étude attentive montre que les étranglements sont au contraire bien complets et que cette apparence est due à une autre cause, à la coloration du cylindre-axe.

Lorsque les nerfs ont séjourné au moins vingt-quatre heures dans l'acide osmique, la myéline, devenue cassante, se brise au moment où l'on pratique la dissociation, et les tubes nerveux isolés que l'on obtient présentent dans leur intérieur cette myéline divisée en fragments plus ou moins longs. Au niveau des parties claires qui séparent ces fragments, on peut apercevoir le cylindre-axe dans l'intérieur de la gaîne de Schwann. On remarque alors qu'il est complétement noir, tandis que, chez les mammifères et les batraciens, il demeure incolore dans les mêmes conditions. C'est donc au cylindre-axe, coloré en noir par l'acide osmique, qu'est due la petite bande noire qui passe d'un segment à l'autre, et qui fait paraître au premier abord les étranglements incomplets.

Les tubes nerveux des raies et des torpilles présentent encore une autre disposition qui pourrait vous tromper, et qui a en effet induit en erreur quelques observateurs. Lorsqu'on les examine au niveau de leurs étranglements annulaires, on voit que la gaîne qui les entoure ne se moule pas exactement sur l'étranglement, mais qu'elle se continue par-dessus en présentant seulement à ce niveau une légère dépression. Au premier abord, on est tenté de prendre cette gaîne pour la gaîne de Schwann, et d'en conclure qu'au lieu de se réfléchir sur l'étranglement, comme chez les mammifères, elle en est indépendante. Il n'en est pas ainsi. Cette apparence provient de ce que, chez les plagiostomes, les tubes nerveux possèdent une double enveloppe dans toute leur longueur, même lorsqu'ils font partie des faisceaux nerveux. Un tube nerveux isolé par dissociation d'un faisceau montre donc, outre la gaîne de Schwann, qui suit partout la myéline et dont le contour se confond avec celui de cette dernière, cette seconde enveloppe, nettement distincte sur toute sa longueur et qui n'est pas comprise dans l'étranglement. Chez les mammifères, cette seconde enveloppe n'existe, comme nous le verrons, sur les tubes nerveux, que lorsqu'ils ont quitté les faisceaux dont ils faisaient partie et qu'ils cheminent isolés.

Enfin un dernier fait spécial à ces nerfs, celui qui nous intéresse particulièrement pour la question que nous traitons en ce moment, c'est que le segment interannulaire, au lieu d'avoir un seul noyau à son milieu, en possède un nombre variable.

Ce fait m'a paru extraordinaire, et j'ai cherché à le faire rentrer dans la règle générale.

Je vous ferai remarquer d'abord que les deux membranes qui enveloppent chaque tube nerveux sont extrêmement minces, et que partout, excepté au niveau des étrangle-

ments, elles sont appliquées exactement l'une sur l'autre, de sorte qu'il est impossible de les distinguer. Il devient dès lors difficile de déterminer si les noyaux multiples que l'on observe dans le segment appartiennent à la gaîne de Schwann ou à la tunique externe. Mais, dans les organes électriques de la torpille, cette distinction est facile. En effet, la gaîne externe, au lieu de s'appliquer sur le tube nerveux, en reste au contraire distante, soit parce qu'elle est retenue par adhérence au tissu voisin, soit parce qu'il y a un liquide interposé entre elle et la gaîne de Schwann. Il est donc aisé de distinguer ce qui appartient à chacune des deux gaînes, et l'on arrive à se convaincre que, dans un segment interannulaire, la gaîne de Schwann ne possède qu'un seul noyau, tandis que les autres appartiennent à la gaîne externe. J'ai conclu par analogie qu'il devait en être de même pour les tubes des troncs nerveux. Les nerfs des plagiostomes ne font donc exception à la règle générale qu'en apparence, et un examen attentif montre que, chez les poissons comme chez les autres vertébrés, le segment interannulaire proprement dit ne contient qu'un seul noyau.

Dernièrement, Toel[1], un élève de Frey, dans un travail intéressant qu'il a publié sur les étranglements annulaires, a signalé l'existence de plusieurs noyaux dans les segments interannulaires des poissons. Les recherches de cet observateur ont porté sur le brochet seulement. Comme très-probablement il n'a pas eu connaissance des faits que j'avais communiqués à l'Académie des sciences au sujet des raies et des torpilles, il ne s'est pas demandé si les tubes nerveux des poissons possèdent une double gaîne, et de son observation il a conclu que, chez ces animaux, les noyaux que l'on observe

[1] Toel, Die Ranvier'schen Schnürringe markhaltiger Nervenfasern und ihr Verhältniss zu den Neurilemmkernen. — *Inaug. Dissertat.*, Zürich, 1875.

sur le tube nerveux dans la longueur d'un segment sont tous placés au-dessous de la membrane de Schwann. Dès lors, d'après lui, ce segment doit être assimilé à une cellule à noyaux multiples, comme il en existe du reste bien d'autres exemples dans l'organisme.

Me fondant sur mes recherches antérieures, j'étais conduit à penser qu'un seul de ces noyaux appartient au segment interannulaire proprement dit. Mais je devais examiner directement les nerfs du brochet, et c'est ce que j'ai fait récemment.

Chez ces animaux, comme chez les plagiostomes, j'ai reconnu sur les tubes nerveux l'existence de deux membranes d'enveloppe. Je dois dire cependant que, leurs étranglements annulaires n'étant pas étendus en longueur comme chez les raies et chez les torpilles, mais au contraire resserrés de manière à n'occuper qu'un espace fort étroit entre les extrémités des segments de myéline, il est difficile de reconnaître l'existence de la membrane externe. En outre, je n'ai pas pu déterminer exactement à laquelle des deux gaînes appartiennent les noyaux, et, pour établir que dans un segment ils appartiennent, à l'exception d'un seul, à la gaîne secondaire, je ne puis me fonder que sur l'analogie. Bien qu'il me soit impossible d'obtenir une certitude sur ce point, je n'en conserve pas moins la conviction que chaque segment est une cellule uninucléée. Du reste, quand bien même il existerait plusieurs noyaux dans le segment, il n'en serait pas moins comparable à une cellule adipeuse, et l'hypothèse que j'ai émise sur sa signification morphologique n'en serait pas modifiée.

Je passe à une autre question soulevée seulement dans ces temps derniers et au sujet de laquelle je vous ai déjà in-

diqué mon opinion. Le cylindre-axe est-il continu ou discontinu ? En d'autres termes, s'étend-il dans toute la longueur du tube nerveux sans interruption, ou est-il constitué par plusieurs tronçons soudés bout à bout ? Vous comprenez quelle importance a cette question, aussi bien au point de vue de l'anatomie qu'à celui de la physiologie.

Il y a quelques mois, Engelmann[1], dans un travail sur la dégénération du bout périphérique des nerfs sectionnés, a soutenu l'opinion que le cylindre-axe est constitué par autant de pièces qu'il y a de segments interannulaires, et qu'elles sont soudées au niveau de chaque étranglement. Il m'attribue une opinion semblable. Je n'ai jamais dit rien d'analogue, et je crois que, *à priori*, on doit soutenir le contraire. Plus tard, en étudiant le développement des tubes nerveux, j'aurai l'occasion de vous montrer un certain nombre de faits absolument incompatibles avec la manière de voir d'Engelmann.

Du reste, comme nous le verrons bientôt, il existe des fibres nerveuses sans myéline qui possèdent évidemment des cylindres-axes, et dans lesquelles les différents réactifs que nous avons employés pour l'étude des tubes nerveux à myéline ne démontrent rien qui soit comparable aux étranglements annulaires; on ne saurait par conséquent y reconnaitre des segments distincts.

Il convient même d'ajouter qu'à leur terminaison les tubes nerveux à moelle se dépouillent de leur gaîne médullaire, et que, lorsqu'ils sont réduits à leur gaîne de Schwann et à leur cylindre-axe, toute trace de segmentation a disparu.

On peut donc considérer comme démontré qu'il n'y a discontinuité du cylindre-axe dans aucune espèce de fibres nerveuses

[1] Engelmann, *Ueber Degeneration von Nervenfasern. Ein Beitrag zur Cellularphysiologie*, Archiv. für die gesammte Physiologie, t. XIII, 1876, p. 414.

sans moelle, ni dans les fibres de Remak, ni dans les terminaisons périphériques des nerfs à myéline, ni enfin dans les tubes nerveux des nerfs en voie de développement, qui ne sont pas encore revêtus de leur gaîne médullaire. Mais il nous manque encore une preuve directe pour établir que, dans les tubes nerveux à myéline adultes et pourvus d'étranglements annulaires, le cylindre-axe n'est pas formé par des segments juxtaposés. Voici comment j'ai cherché à l'obtenir :

Parmi les réactifs employés dans les recherches histologiques, il en est un qui jouit de la propriété remarquable de dissocier les éléments, alors même qu'ils sont très-solidement soudés les uns avec les autres. Ce réactif consiste en une solution de potasse à 40 pour 100 (c'est-à-dire 40 parties de potasse caustique dissoutes dans 60 parties d'eau). Il y a déjà longtemps que Weismann s'en est servi pour isoler les cellules musculaires du cœur des batraciens, et plus tard celles du cœur des mammifères. Déjà auparavant, Moleschott l'avait employé pour séparer les cellules épithéliales.

Or, si les tubes nerveux sont constitués par des cylindres-axes soudés bout à bout, nous devons, en les traitant avec précaution par la solution concentrée de potasse, arriver à rompre cette soudure. Nous avons fait l'expérience à plusieurs reprises, soit en soumettant à l'action de la solution de potasse des nerfs dissociés, soit en dissociant un nerf après l'avoir laissé dans la solution pendant 20 à 30 minutes. Sous l'influence de ce réactif, les fibres nerveuses se brisent facilement, mais elles ne sont pas plus souvent rompues au niveau des étranglements que dans la continuité du segment, et l'on rencontre en grand nombre dans la préparation des étranglements annulaires dont la forme générale est conservée.

La seule modification importante que produise ce trai-

tement est le ramollissement de la gaîne de Schwann. Vous vous souvenez qu'en vous parlant de l'action de l'eau sur les tubes nerveux, et en vous décrivant les fils et les boules de myéline qui s'échappent par leur extrémité sectionnée (p. 35), j'ai insisté sur ce fait qu'il ne se produit jamais de ces fils ni de ces boules sur la paroi latérale du tube, à moins que la gaîne de Schwann n'ait été déchirée par les aiguilles. Eh bien! après que la potasse a agi pendant un quart d'heure à une heure sur les tubes nerveux, la myéline s'échappe sous forme de fils et de boules par un grand nombre de points de la surface du tube, ce qui prouve qu'en ces points la membrane ramollie s'est rompue sous l'effort de la myéline gonflée qu'elle renferme.

J'ai terminé ce que j'avais à vous dire à propos de la signification morphologique du segment interannulaire, mais je dois vous soumettre encore quelques considérations relatives au rôle des différentes parties constituantes du tube nerveux.

La gaîne de Schwann a évidemment un rôle protecteur; elle sert à maintenir en place la myéline, qui, sans l'appui que cette membrane lui prête dans les nerfs du tronc et des membres, s'écoulerait lors des tiraillements, des allongements, des flexions que subissent les tubes nerveux par suite des mouvements. Si la myéline était simplement disposée autour du cylindre-axe, sans être contenue dans une enveloppe résistante, le nerf serait bientôt fort altéré.

Mais quel est le rôle de la gaîne de myéline elle-même? Elle a évidemment aussi un rôle protecteur; elle préserve le cylindre-axe des compressions. Comme elle est liquide ou presque liquide, les pressions qu'elle reçoit se transmettent dans tous les sens (*V.* p. 61) et se répartissent ainsi sur beaucoup de points, de sorte que l'action nocive qu'elles

exercent sur le cylindre-axe en est beaucoup diminuée.

La myéline a peut-être encore un autre rôle; elle est probablement une enveloppe isolatrice. Vous savez que les fils électriques qui sont plongés dans un milieu conducteur doivent être isolés de ce milieu par une enveloppe non conductrice; c'est sur ce principe que repose la construction des câbles sous-marins. Il serait possible — certains faits autorisent à le croire — que la transmission des impressions sensitives ou motrices eût quelque analogie avec la transmission de l'électricité, et peut-être convient-il alors que chaque tube nerveux soit isolé pour que cette transmission soit plus efficace. Je ne dis pas, notez-le bien, que cette enveloppe isolante de myéline soit nécessaire à la transmission des impressions, puisque nous verrons au contraire, dans la prochaine leçon, que cette transmission se fait également par des fibres nerveuses sans myéline; néanmoins, je pense que cette isolation peut servir à la rendre plus parfaite.

Quant à la fonction physiologique de l'étranglement annulaire, il y aurait de nombreuses expériences à faire pour la déterminer, mais le temps nous a manqué. Je vous ai déjà dit, dans une de mes dernières leçons, que, si ces cloisons transversales n'existaient pas, rien n'empêcherait, dans un tube nerveux situé verticalement, la myéline de couler jusqu'à son extrémité inférieure, laissant le cylindre-axe plus ou moins nu dans les parties supérieures, tandis que, dans les parties déclives, elle exercerait sur lui une pression considérable. C'est donc là un premier rôle de l'étranglement: celui d'assurer une répartition plus égale de la myéline et d'empêcher les altérations qui résulteraient de son déplacement.

Il a encore un autre rôle, au moins aussi important. Lorsque nous avons traité les nerfs par le picrocarminate, vous avez vu que le cylindre-axe se colore au niveau des étran-

glements et dans les points où, accidentellement, il n'est plus entouré par la myéline et se trouve en contact direct avec la membrane de Schwann. La gaîne de myéline empêche donc la pénétration des matières colorantes jusqu'au cylindre-axe, puisque cette pénétration ne se fait que sur les points où elle ne l'enveloppe pas, soit par une disposition normale, soit par suite d'un hasard de préparation. De même, comme nous l'avons vu, le nitrate d'argent n'atteint et ne colore le cylindre-axe qu'au niveau des étranglements et dans les parties où, par suite d'un hasard de préparation, il n'est pas entouré par la myéline.

Ces observations nous permettent de conclure que la pénétration des matières cristalloïdes ou, si vous aimez mieux, des matières diffusibles nécessaires à la nutrition du cylindre-axe qui, comme on le sait et comme je vous le démontrerai, est la partie la plus importante du tube nerveux, ne pourrait se faire aisément s'il était entouré de myéline dans toute son étendue. Je ne voudrais pas soutenir cependant que la myéline soit absolument impénétrable; il est possible qu'après un temps plus long elle se laisse traverser, soit par les liquides que nous avons employés, soit par d'autres analogues, mais en tout cas la pénétration se fait beaucoup plus vite et beaucoup plus facilement au niveau des étranglements, et nous pouvons supposer, sans aller trop loin, que c'est par leur intermédiaire que se fait la nutrition du cylindre-axe.

Il nous reste à dire un mot des incisures de Schmidt. Elles ont probablement un rôle analogue en partie à celui de l'étranglement annulaire, c'est-à-dire qu'elles empêchent la myéline de se déplacer; mais à coup sûr il ne se fait pas à leur niveau une diffusion des liquides au dedans de la gaîne de myéline, du moins dans les conditions expérimentales où nous nous sommes placés. Nous n'avons jamais vu, en

effet, le cylindre-axe coloré ni par le picrocarminate, ni par le nitrate d'argent, sur les points où les incisures aboutissaient à sa surface, excepté dans les cas où la myéline avait été rompue par suite des tiraillements auxquels elle avait été exposée pendant la dissociation.

J'ai encore à vous présenter une dernière considération, relative à la signification biologique et zoologique du tube nerveux à myéline.

Les tubes nerveux à myéline n'existent pas chez les invertébrés. Ils ne sont donc pas indispensables aux manifestations du système nerveux, puisqu'il y a beaucoup d'animaux qui possèdent toutes les fonctions nerveuses : sensibilité, motricité, nutritivité, et qui présentent des différenciations sensorielles importantes, sans avoir de tubes nerveux à myéline. Seulement ces animaux sont, comme nous disons, des animaux inférieurs, c'est-à-dire des invertébrés ou les derniers parmi les vertébrés.

Les tubes nerveux à myéline paraissent donc constituer un appareil de transmission perfectionné, spécial au système nerveux des vertébrés. Ceux-ci, en effet, possèdent, outre les tubes nerveux à myéline, les mêmes fibres nerveuses primordiales que l'on rencontre chez les autres animaux, les fibres nerveuses sans myéline. A mon avis, au lieu de diviser, à l'exemple de Bichat, le système nerveux en système de la vie animale et système de la vie organique, il serait plus conforme à l'anatomie générale et comparée de le diviser en système des tubes nerveux à myéline et système des tubes nerveux sans myéline.

Nous avons terminé ce qui concerne les premiers ; dans notre prochaine leçon, nous nous occuperons des fibres nerveuses sans myéline des vertébrés, ou fibres de Remak.

NEUVIÈME LEÇON

(9 JANVIER 1877)

Fibres de Remak.

Historique. — Valentin. — Kölliker. — M. Schultze. — Les fibres de Remak appartiennent surtout aux nerfs du système sympathique, mais elles existent dans tous les nerfs mixtes. — Il ne s'en trouve pas dans les nerfs des sens spéciaux. — *Étude histologique :* Coupes transversales du pneumogastrique. — Dissociation du nerf pneumogastrique frais ou après l'action de l'alcool au tiers. — Dissociation après l'action de l'acide osmique. — Dissociation dans l'acide osmique. — Action du nitrate d'argent. Il ne révèle ni étranglements, ni striation transversale. — Dissociation après le bichromate d'ammoniaque. Vacuoles. — Coupes transversales après l'action de l'acide chromique.

Messieurs,

Nous devons nous occuper aujourd'hui d'une espèce particulière de fibres que l'on rencontre dans les troncs nerveux, et que l'on appelle fibres de Remak, du nom de celui qui les a découvertes. On les nomme aussi tubes nerveux sans myéline ou fibres nerveuses sans moelle; elles diffèrent en effet des fibres que nous avons étudiées jusqu'ici par l'absence de matières grasses, au moins en quantité notable, dans leur intérieur.

Lorsque Remak[1], en 1838, annonça qu'il avait trouvé, dans le système sympathique, des fibres que l'on devait considérer comme des fibres nerveuses sans myéline, cette découverte souleva une vive opposition parmi les histologistes. Valentin[2] soutint que les éléments considérés par Remak comme des fibres nerveuses sont simplement des fibres de tissu conjonctif. D'après lui, les tubes nerveux à myéline sont entourés, dans l'intérieur des nerfs, d'une enveloppe de fibres connectives, dont les éléments ont été pris à tort par Remak pour des fibres nerveuses. La plupart des auteurs, à l'exception de Jean Müller et de Henle, se rangèrent à l'opinion de Valentin, et les faits découverts par Remak furent considérés pendant assez longtemps comme erronés.

Aujourd'hui les histologistes, à peu d'exceptions près, sont convaincus de l'existence des fibres sans myéline. Cependant Kölliker ne s'est pas encore entièrement rendu ; il adopte, pour ainsi dire, une opinion mixte. D'après lui, il y aurait dans les nerfs, outre les tubes nerveux à myéline, deux espèces de fibres que l'on pourrait être tenté de prendre pour des fibres sans myéline, les unes rectilignes, bien individualisées, parallèles à l'axe du nerf, les autres irrégulières et anastomosées entre elles par des branches transversales ou obliques, de manière à former un réseau[3].

Il admet que les premières seules sont réellement des fibres nerveuses, en se fondant sur leur analogie avec les tubes nerveux embryonnaires et avec les terminaisons dépourvues de moelle que les tubes nerveux à myéline présentent dans les organes[4].

[1] Remak, *Observationes anatomicae et microscopicae de systematis nervosi structura*, Berlin, 1838.

[2] Valentin, *Ueber die Scheiden der Ganglienkugeln und deren Fortsetzungen*, Müller's Arch., 1839, p. 139.

[3] Kölliker, *Traité d'Histologie*, 2e édit. française, p. 432 (2e alinéa).

[4] *Ibidem*, fig. 172.

Dès lors, il a été conduit à penser que dans les troncs nerveux eux-mêmes il existe des fibres de cette espèce, mais, je puis vous le dire d'avance, certainement il ne les a pas vues, car elles n'existent pas. Quant aux fibres de la seconde espèce, celles qui sont réticulées et anastomosées, et qui correspondent à la description de Remak, il nie énergiquement leur nature nerveuse. D'après lui, ces fibres appartiennent sans aucun doute au tissu conjonctif du nerf.

Pour émettre cette assertion, Kölliker devait nécessairement avoir une opinion faite sur le tissu conjonctif des nerfs. Cette opinion, partagée alors par presque tous les histologistes, s'était formée peu à peu par une série de déductions et sans observations directes. Voici quelques explications à ce sujet :

A l'époque où l'on croyait que les cellules du tissu conjonctif sont creuses, étoilées et anastomosées, Kölliker trouva dans les ganglions lymphatiques un tissu tout à fait spécial, un réseau de fibres extrêmement fines, formant des mailles, aux points de jonction desquelles il existe des noyaux. Il le nomma tissu cytogène, c'est-à-dire formé entièrement par des cellules. Ces résultats furent confirmés et étendus par les recherches de His et d'un certain nombre d'autres histologistes.

Or, comme, dans les nerfs étudiés sur des coupes transversales, les tubes nerveux limitent des figures anastomosées, on se laissa aller à considérer ces figures comme représentant du tissu conjonctif, et l'on admit dans ces organes un tissu conjonctif réticulé ou cytogène, analogue à celui des ganglions lymphatiques. Séduits par cette analogie, les histologistes, sans avoir isolé les éléments constitutifs du tissu conjonctif des nerfs, considérèrent comme démontré que ce tissu est composé uniquement par des cellules ramifiées et anastomosées. D'après Kölliker, les fibres anas-

tomosées de Remak ne seraient autre chose que les prolongements des cellules connectives.

Il n'est pas difficile aujourd'hui de démontrer que Remak était dans le vrai et que Kölliker s'est trompé. Il suffit pour cela de connaître la constitution du tissu conjonctif des nerfs. Ce tissu, en effet, loin d'être un tissu réticulé comme on l'admettait, est simplement, ainsi que nous le verrons, du tissu conjonctif ordinaire, constitué par des cellules plates et des fibres connectives qui en sont indépendantes. Dès lors, il sera facile de vous faire reconnaître quelle différence il y a entre ces éléments et les fibres de Remak.

Avant d'aborder l'étude et la description de ces fibres, nous devons compléter en quelques mots l'exposé de leur histoire.

Max Schultze, dans l'article sur le système nerveux qu'il a publié dans le Manuel de Stricker[1], embrassant les éléments de ce système d'un point de vue élevé, fait rentrer dans le cadre qu'il en trace les fibres de Remak. Ce n'est pas le moment de vous parler de la place qu'il leur assigne dans ce cadre et du rôle qu'il leur suppose. Il me faudrait pour cela vous développer tout le système de Schultze, et je ne pourrai le faire complétement que lorsque nous aurons terminé l'étude du système nerveux périphérique. Je me bornerai, pour le moment, à vous signaler la forme qu'il leur attribue. Il n'en donne pas une description; mais dans les figures[2] qui accompagnent son mémoire, il les représente comme des cylindres réguliers continus munis de noyaux ovalaires. Les autres auteurs classiques, Henle, Frey, Leydig, les ont figurées d'une manière analogue.

[1] M. Schultze. *Ueber die Structurelemente des Nervensystems*, Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere, herausgegeben von S. Stricker. Leipzig, 1871, p. 134.

[2] *Ibidem*, fig. 22, p. 115.

Voici par exemple le dessin qu'en donne Frey dans la seconde édition française de son *Traité d'histologie* (fig. 303), et qui est absolument semblable à la figure que Henle a publiée il y a plus de 30 ans (Henle, *Anat. générale*, pl. IV, fig. 6). Comme vous le voyez, pour tous ces auteurs, la fibre de Remak est un cylindre continu, transparent, vaguement strié, dans l'intérieur duquel se montrent de nombreux noyaux. Cette description et ces dessins correspondent du reste à quelque chose de réel; mais avant d'en faire la critique, il est nécessaire que nous procédions à l'étude de la fibre de Remak.

Les fibres de Remak se trouvent surtout en grande abondance dans les nerfs du système de la vie organique, mais il ne faudrait pas croire néanmoins qu'elles appartiennent exclusivement ou spécialement à ce système. On les rencontre dans tous les nerfs mixtes, en nombre variable, suivant les espèces animales et suivant les nerfs que l'on considère.

Elles n'existent pas dans les nerfs spéciaux, par exemple dans le nerf optique. Les nerfs électriques de la torpille n'en contiennent pas. Le nerf olfactif, dans toute la série animale, est constitué, il est vrai, par des fibres nerveuses sans myéline, mais ce sont des fibres toutes particulières, pour lesquelles nous devrons donner une description spéciale qui sera mieux placée quand nous parlerons des terminaisons des nerfs dans les organes des sens.

Actuellement il nous suffit de savoir où l'on rencontre les fibres de Remak, et notre description sera faite d'après celles qui se trouvent dans les nerfs mixtes.

Les nerfs qui contiennent beaucoup de ces fibres sont d'un aspect gris ou gélatineux. Ils présentent, d'une façon moins marquée que les autres nerfs, une apparence nacrée dans

l'état de relâchement. Henle attribue cet aspect aux plis de la gaîne, mais il est dû ici, comme dans les nerfs que nous avons examinés auparavant, aux zigzags que forment les fibres dans son intérieur.

Les auteurs qui ont étudié les fibres de Remak ont choisi de préférence, pour sujet de leurs observations, les nerfs gris du sympathique ou de la rate. Nous avons déjà vu que les nerfs de la rate contiennent seulement quelques fibres nerveuses à myéline et nous avons fait ressortir l'avantage que l'on en peut tirer pour l'examen de ces dernières.

A propos de l'étude de ces nerfs, je dois vous donner une première indication pratique. Leur dissociation est beaucoup plus difficile que celle des autres nerfs; lorsqu'on cherche à les séparer en faisceaux, on les déchire ou on les brise. Henle, qui a déjà signalé ce fait, l'attribue à la résistance de la gaîne qui les enveloppe, mais c'est là une erreur, et la difficulté tient à une autre cause. Remarquons d'abord que, comme ces nerfs se ramifient du côté de l'organe, il est aisé d'en séparer un segment qui se bifurque en forme d'Y. Saisissons avec des pinces les extrémités des deux faisceaux figurant les branches de l'Y et écartons-les de manière à déchirer la gaîne du tronc commun. Au lieu de se séparer, comme le sciatique de la grenouille, traité de la même façon, en deux filaments à peu près égaux, ce nerf se fend d'une manière irrégulière : l'un des faisceaux obtenus va en s'amincissant, comme il arrive lorsque l'on fend en deux un morceau de sapin qui n'est pas de droit fil.

Ce fait seul nous montre déjà que ce nerf n'est pas constitué par des fibres rectilignes situées parallèlement les unes à côté des autres, sans anastomoses.

L'examen au microscope justifie cette opinion; en effet, si ces fibres nerveuses sont observées après avoir été dissociées dans l'eau, on constate qu'elles ne sont pas réguliè-

rement disposées comme les fibres nerveuses à myéline, à la manière des javelots dans un faisceau ; elles sont ramifiées et anastomosées, et forment un réseau dont les branches sont rapprochées, dont les travées sont inégales et qui offrira plus de résistance à la déchirure dans un sens que dans l'autre.

Lorsque les fibres de Remak sont en minorité dans un nerf, comme par exemple dans les nerfs du tronc et des membres, il est relativement facile de les isoler par la dissociation ; mais, lorsqu'elles en constituent la grande majorité, cette opération devient beaucoup plus malaisée et ne se fait bien que quand on connaît la constitution du nerf et que l'on part de cette connaissance pour diriger les aiguilles et pour exercer une traction convenable. Le pneumogastrique est le nerf qu'il est le plus avantageux de choisir pour les premières recherches, parce que la proportion des fibres à moelle et des fibres de Remak y est telle que l'isolation de ces dernières ne rencontre pas trop de difficultés.

Avant de procéder à la dissociation, il est utile d'avoir des notions sur le rapport des deux espèces de fibres : pour cela nous conseillons d'avoir recours à des coupes transversales. A cet effet, il suffit de soumettre le nerf à une macération 15 à 18 heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100, de le faire dégorger pendant quelques heures dans l'eau et de le plonger ensuite dans l'alcool ordinaire pendant 24 heures. Nous avons vu que, lorsque les nerfs sont constitués surtout par des tubes nerveux à myéline, ce traitement ne suffit pas, et qu'il est nécessaire de compléter le durcissement par la gomme et l'alcool pour pouvoir pratiquer convenablement des coupes. Mais, pour les faire sur le nerf pneumogastrique, cette dernière partie de l'opération n'est pas nécessaire ; grâce au grand nombre de fibres de Remak comprises entre les tubes à myéline,

la disposition relative des éléments est conservée, et il est possible de faire de bonnes coupes, sans avoir recours à la gomme.

Sur une coupe transversale bien réussie, le nerf pneumogastrique du chien présente un faisceau unique, divisé par des cloisons en plusieurs départements secondaires, dont chacun contient un certain nombre de tubes nerveux à myéline de différents diamètres et une grande quantité de fibres de Remak.

Cette première notion obtenue, revenons à l'isolation des fibres sans myéline. Nous pouvons à cet effet ou bien dissocier le nerf frais que nous colorerons ensuite par le picrocarminate, ou bien plonger d'abord le segment nerveux pendant quelques heures dans l'alcool au tiers, ou dans une solution d'acide picrique à 1 pour 200, puis le dissocier, le colorer au picrocarminate et l'examiner dans la glycérine.

Nous savons déjà que les fibres de Remak sont disposées en réseau ; par conséquent, si nous pratiquons la dissociation comme nous l'avons fait pour les tubes nerveux à myéline, nous romprons les branches anastomotiques, et nous n'observerons plus que des fragments de fibres isolés. Pour les obtenir dans leur ensemble, il est donc indispensable d'agir avec ménagement, et dans ce but le meilleur moyen consiste à appliquer les aiguilles en un point du nerf et à les écarter doucement, de manière à former en ce point une espèce de fenêtre; celle-ci sera traversée par les fibres de Remak, entre-croisées en différents sens et formant une sorte de treillis.

En faisant alors une observation attentive, nous reconnaîtrons très-nettement que ces fibres sont anastomosées les unes avec les autres. Les mailles du réseau qu'elles constituent ainsi, bien qu'assez irrégulières, ont toujours leur

grand diamètre parallèle à l'axe du nerf. Ces mailles, très-étroites et très-allongées à l'état normal, ont été élargies dans le sens transversal par le procédé de dissociation que nous avons employé, de manière à nous permettre de bien les distinguer.

Les travées que forment les fibres de Remak sont d'une épaisseur très-inégale ; tantôt elles sont extrêmement minces, tantôt elles ont le diamètre d'un tube nerveux à myéline de volume moyen ; elles présentent aussi toutes les dimensions intermédiaires.

Sur ces travées on distingue des noyaux. Ceux-ci se présentent généralement de profil et paraissent alors simplement appliqués à leur surface. Quelquefois ils se voient au milieu de la travée et de face. D'autres fois enfin, tout en se montrant de profil, ils semblent occuper l'intérieur de la travée. Cette apparence provient de ce qu'ils sont placés dans l'interstice de deux fibres accolées qui la constituent.

Leur disposition n'a rien de régulier, et la distance qui les sépare est très-variable ; tantôt on observe des fibres qui en sont dépourvues sur une assez grande longueur, tantôt au contraire ils sont très-rapprochés les uns des autres.

Dissociées après macération du nerf dans l'acide picrique et colorées par le picrocarminate, ces fibres montrent des stries longitudinales granuleuses irrégulières et peu nettes ; elles présentent une teinte jaune orangé, tandis que les fibres du tissu conjonctif, que l'on observe à côté d'elles, sont à peu près incolores.

Si, après avoir enlevé l'excès de la matière colorante, nous traitons par l'acide acétique ou si, comme on le faisait autrefois, nous ajoutons ce même réactif sur des fibres de Remak dissociées dans l'eau, nous les voyons se gonfler, devenir transparentes, et, lorsqu'elles sont juxtaposées, former par leur réunion des rubans clairs parsemés de noyaux,

semblables à ceux qui ont été figurés par Henle. Chacun de ces rubans ne représente donc pas une fibre de Remak, comme semblent le croire la plupart des auteurs qui, depuis Henle, ont écrit sur ce sujet, mais un certain nombre de ces fibres, groupées en faisceaux et appliquées les unes sur les autres lorsqu'elles ont été gonflées par l'acide acétique.

La méthode simple que nous venons d'indiquer suffit pour démontrer que les fibres de Remak ont une disposition à la fois réticulée et fasciculée. A l'aide des procédés dont je vais vous entretenir, nous pourrons encore mieux reconnaître cette disposition, et en même temps acquérir des notions nouvelles sur leur structure.

Étudions maintenant les fibres de Remak au moyen de l'acide osmique, et d'abord dissocions les nerfs qui en contiennent, après qu'ils auront séjourné un temps convenable dans une solution de ce réactif à 1 pour 200.

Le premier fait que nous constaterons, c'est que les fibres de Remak demeurent incolores, tandis que des tubes nerveux à myéline, même d'un diamètre plus petit, présentent la coloration noire que nous connaissons. Nous devons en conclure que ces fibres ne possèdent pas de myéline, ou que, si elles en contiennent, elle n'y est pas en quantité suffisante pour donner lieu à la coloration caractéristique par l'osmium.

Un procédé encore meilleur pour l'analyse des éléments qui nous occupent est celui que nous avons employé pour l'étude des fibres nerveuses à myéline, la dissociation du nerf frais dans l'acide osmique. On réalise par ce moyen un double avantage : d'une part, les fibres nerveuses sont saisies par le réactif dans toute leur étendue à l'état absolument frais, avant qu'il ait pu se produire aucune altération anatomique ; d'autre part, comme il suffit que l'acide osmique agisse pendant un temps très-court, il est possible ensuite de colorer les éléments par le carmin.

Si nous traitons par ce procédé le pneumogastrique du chien et que nous soumettions ensuite, pendant 24 heures, les fibres dissociées à l'action du picrocarminate, elles se montreront à nous avec un aspect si net qu'il ne nous restera plus aucun doute sur les différents détails de structure dont nous avons parlé.

Nous y reconnaîtrons d'abord une striation longitudinale bien marquée, de telle sorte que ces fibres paraissent formées par une série de petits bâtonnets juxtaposés.

Les noyaux avec leurs nucléoles et la masse protoplasmique qui les entoure sont parfaitement nets, et l'on peut s'assurer ici, encore mieux qu'avec le procédé indiqué précédemment, qu'ils sont toujours appliqués à la surface des fibres. Quand ils paraissent être dans leur intérieur, c'est qu'ils sont en des points où deux fibres de Remak viennent de s'unir ou sont près de se séparer, de telle sorte que le noyau, situé au milieu d'une travée composée de deux fibres, appartient en réalité à l'une d'entre elles, à la surface de laquelle il est appliqué (fig. 6, Pl. II).

Après l'action de l'acide osmique et lorsqu'elles ont séjourné seulement 24 heures dans le picrocarminate, les fibres de Remak ont une coloration faible, qui suffit cependant à les distinguer des fibres du tissu conjonctif. Si l'on veut obtenir une coloration plus forte, il faut, après la dissociation dans l'acide osmique, traiter les fibres par le rouge d'aniline et pratiquer l'examen dans la glycérine. Cette observation suffit à dissiper tous les doutes que l'on pourrait conserver sur la différence entre les fibres de Remak et les faisceaux connectifs. Les premières sont fortement colorées en rouge, tandis que les derniers demeurent incolores. Il importe cependant de faire remarquer que, pour obtenir cette élection, la solution de rouge d'aniline ne doit pas être trop concentrée et ne doit pas agir trop longtemps. En effet, les

matières colorantes et particulièrement les couleurs d'aniline colorent tous les tissus et tous les éléments de l'organisme; mais elles les colorent plus ou moins rapidement et d'une façon plus ou moins intense. Il y a donc un moment où la différence de coloration est à son maximum, et c'est ce moment qu'il faut choisir pour faire une bonne observation.

D'après ce que je vous ai dit de l'action du nitrate d'argent sur les fibres nerveuses à myéline, vous comprenez facilement combien il était important d'étudier à l'aide de ce réactif les fibres de Remak. En effet, d'une part, il pouvait nous montrer des cloisons transversales analogues aux étranglements annulaires, de l'autre il pouvait déceler sur les fibres des stries transversales alternatives, semblables à celles que Frommann a découvertes sur le cylindre-axe.

Dans ce but j'ai fait des recherches sur un grand nombre de nerfs, et tout récemment encore je les ai reprises, mais sans aucun succès. Les fibres de Remak qui ont subi l'action du nitrate d'argent sont colorées d'une manière vague en brun noirâtre, et jamais je n'ai pu y voir ni l'indice d'une soudure de deux éléments cellulaires, ni des stries transversales. Je ne considère cependant pas la question comme définitivement jugée. Peut-être y aurait-il une manière particulière d'employer le nitrate d'argent qui donnerait de meilleurs résultats, ou peut-être aussi réussirait-on, en employant d'autres sels d'argent, par exemple des sels organiques. Je dois dire toutefois que j'ai aussi essayé le lactate d'argent, et qu'il ne m'a donné que des résultats négatifs.

Je passe à un autre réactif qui nous conduira à une observation intéressante : le bichromate d'ammoniaque en solution à 2 pour 100. Lorsque les nerfs ont séjourné pendant

plusieurs mois dans cette solution, ils acquièrent, comme nous l'avons vu, une consistance notable, suffisante même pour les coupes. Cependant, cette consistance n'est pas si grande que les tubes nerveux soient soudés les uns aux autres et qu'il soit impossible de les séparer. Au contraire, quand la gaîne du faisceau nerveux est fendue, il est facile d'en dégager le contenu dans l'eau et de le dissocier. On peut ensuite colorer les fibres nerveuses soit avec le carmin, soit avec les autres matières colorantes. Celles que vous pourrez observer ici et dont je vais vous parler maintenant ont été colorées par le picrocarminate et conservées dans la glycérine.

Sur ces préparations, les fibres de Remak se montrent avec un caractère tout spécial et qui permet de les distinguer absolument des fibres connectives. Il s'y manifeste quelque chose d'analogue à ce que l'on désigne, pour les dernières terminaisons nerveuses, sous le nom de varicosités. Portons notre attention sur une grosse fibre de Remak munie de noyaux; nous pourrons reconnaître qu'elle est composée de plusieurs fibres de petite dimension, tantôt soudées les unes aux autres, tantôt séparées sur une certaine longueur, et se confondant ensuite de nouveau. Leurs différents noyaux, grâce à la couleur rouge qu'ils ont prise par l'action du picrocarminate, sont parfaitement distincts. Dans chacune des fibres élémentaires, il se montre un très-grand nombre de vacuoles arrondies ou ovalaires, incolores, et caractérisées, comme toutes les vacuoles, par une réfringence moindre que celle du milieu dans lequel elles se sont produites. Aussi deviennent-elles obscures quand on éloigne l'objectif. Elles se sont formées dans l'intérieur même des fibres, qui ont été élargies à leur niveau, tandis qu'ailleurs elles sont restées minces et sont devenues ainsi moniliformes.

Les fibres connectives au contraire ont conservé l'aspect

qu'elles ont à l'état normal, celui de filaments soyeux légèrement ondulés. Vous voyez qu'il nous suffirait du bichromate d'ammoniaque pour établir une distinction complète entre les fibres de Remak et les fibres du tissu conjonctif. J'ajouterai qu'après l'action de ce réactif, il est également facile de reconnaître le réseau que ces fibres forment en s'anastomosant.

Je vous ai dit que le bichromate d'ammoniaque durcit suffisamment les nerfs pour permettre d'en faire des coupes; mais ce résultat est mieux obtenu par l'action de l'acide chromique, après laquelle la consistance de la pièce est meilleure. Voici la méthode qu'il faut suivre : le nerf sciatique ou le nerf pneumogastrique d'un chien ou d'un lapin est placé à l'état d'extension dans une solution d'acide chromique à 2 pour 1000 pendant huit jours. Puis, après l'avoir fait séjourner pendant quelques heures dans l'eau pour enlever l'excès d'acide chromique, on le plonge dans l'alcool fort. Le durcissement du nerf se complète, et l'on peut ensuite y pratiquer des sections transversales extrêmement minces. Les préparations seront colorées par le carmin neutre, le carmin ammoniacal ou par le picrocarminate (voy. p. 80).

Nous avons fait suivant cette méthode des coupes transversales du nerf sciatique et du nerf pneumogastrique du chien, que nous soumettons à votre observation. Vous pourrez reconnaître d'abord que le pneumogastrique forme un seul faisceau nerveux, tandis que le sciatique en contient plusieurs. Sur ces deux nerfs, au dedans de la gaîne du faisceau et entre les tubes nerveux à myéline dont nous avons parlé dans une de nos précédentes leçons (p. 81), se trouvent de petits îlots rouges, granuleux, irréguliers, qui correspondent à la coupe transversale des fibres de Remak. Mais, tandis que dans le sciatique ces îlots sont rares et de

peu d'étendue, dans le pneumogastrique, au contraire, ils ont une beaucoup plus grande importance, et occupent la plus grande partie de la surface de la coupe. En outre, vous remarquerez dans ce dernier nerf, immédiatement au-dessous de la gaîne, un îlot allongé, parfaitement distinct du reste. Cet îlot représente la section du nerf sympathique qui, ainsi que vous le savez, est, chez le chien, uni intimement au pneumogastrique.

Sur les coupes très-fines et bien réussies du pneumogastrique et du sciatique du chien, en observant avec un fort grossissement, vous pourrez reconnaître, dans les îlots rouges qui correspondent aux fibres sans moelle, une série de cercles très-petits, serrés les uns contre les autres. Ces cercles représentent la section transversale des fibrilles constitutives des fibres de Remak.

Ainsi se trouve confirmée l'observation que nous avons faite de la structure fibrillaire de ces éléments, en les examinant suivant leur longueur après les avoir dissociés dans une solution d'acide osmique.

DIXIÈME LEÇON

(11 JANVIER 1877)

Fibres de Remak. — Tissu conjonctif des nerfs.

FIBRES DE REMAK. — *Résumé général.* — Caractères par lesquels ces fibres se distinguent des fibres connectives : Striation. Adhérence des noyaux qui font corps avec elles. Coloration par le picrocarminate. Anastomoses. Vacuolisation après le bichromate d'ammoniaque. — Leur disposition en faisceaux anastomosés. — Leur constitution par des fibrilles. — Distribution inégale des noyaux.

Problèmes qui restent à résoudre à propos de ces fibres. — Les fibrilles sont-elles des cylindres-axes nus? — Le protoplasma et le noyau sont-ils entourés d'une membrane analogue à la membrane de Schwann? — Quelle est l'extension de la couche protoplasmique? — Hypothèse : Les fibrilles sont logées dans une masse protoplasmique commune.

Les fibres de Remak ne sont pas des fibres à myéline arrêtées dans leur développement. — Elles constituent un système à part, lié chez les animaux supérieurs à la vie organique. — La distinction de Bichat entre le système nerveux de la vie animale et celui de la vie organique doit être remplacée par la distinction entre le système des fibres à myéline et celui des fibres sans myéline.

TISSU CONJONCTIF DES NERFS. — Névrilème. — Perinèvre de Robin. — Endonèvre et épinèvre d'Axel Key et Retzius. — Inutilité de ces dénominations. — Le faisceau nerveux est l'individualité organique du nerf. Il est enveloppé d'une gaîne analogue aux capsules des organes. — Première observation microscopique exacte sur la gaîne des nerfs. Henle. Gaîne des petits nerfs. — Nerfs composés d'un seul tube nerveux et possédant une gaîne. — Observation de cette gaîne à l'état vivant; sur les nerfs examinés dans l'eau; après l'action de l'acide osmique. — Nerfs thoraciques du rat. — Nerfs du sac lymphatique dorsal de la grenouille.

MESSIEURS,

Dans la dernière leçon, nous avons étudié les fibres de Remak à l'aide de différents réactifs; nous devons au-

jourd'hui vous rappeler les résultats que nous avons obtenus et résumer les connaissances que nous avons acquises.

Nous avons appris que, dans tous les nerfs mixtes, il existe un nombre variable de fibres sans moelle. Dans les nerfs organiques, c'est-à-dire dans les nerfs qui vont se rendre aux organes viscéraux, ces fibres sont en nombre plus considérable que dans le système nerveux de la vie animale.

Nous avons vu que les fibres de Remak diffèrent essentiellement des fibres du tissu conjonctif. Les unes et les autres présentent une striation longitudinale, mais elle est tout autre dans les fibres de Remak que dans les fibres connectives. Tandis que ces dernières sont formées par des filaments fins, souples, se déplaçant les uns sur les autres et donnant l'aspect d'un écheveau de soie ou d'un paquet de cheveux ondulés, les fibres de Remak paraissent granuleuses après l'action de certains réactifs, tandis que dans d'autres elles semblent constituées par des bâtonnets reliés entre eux. Elles ont à leur surface des noyaux qui ne se détachent pas par la dissociation et qui sont enveloppés d'un protoplasma faisant partie intégrante de la fibre, tandis que les cellules qui accompagnent les faisceaux connectifs, simplement appliquées sur eux, en sont toujours distinctes.

Elles se colorent en jaune orangé par le picrocarminate, soit à l'état frais, soit après l'action d'un réactif fixateur, tandis que les fibres connectives demeurent incolores, excepté cependant après l'action de l'acide chromique et des bichromates alcalins. Par la macération dans le bichromate d'ammoniaque, elles éprouvent une vacuolisation qui ne se manifeste jamais dans les fibres connectives. Enfin, elles diffèrent de ces dernières par leurs anastomoses et le réticulum qu'elles forment. Ce caractère, qui avait porté Kölliker à croire à leur nature conjonctive, est précisément celui qui les fait différer nettement des fibres connectives

des nerfs. En effet, dans les nerfs, les fibres connectives ne s'anastomosent jamais, et vont en droite ligne au milieu des éléments nerveux, sans qu'il soit possible d'observer leurs extrémités.

Les fibres de Rémak sont groupées en faisceaux d'un diamètre variable, formés par des fibres anastomosées. Les faisceaux eux-mêmes s'anastomosent en échangeant entre eux des fibres obliques. Les réseaux que forment soit les fibres, soit les faisceaux, ont toujours des mailles allongées dans la direction de l'axe du nerf.

A l'aide des différents réactifs, mais surtout par l'action de l'acide osmique suivie de l'application des matières colorantes, nous avons pu reconnaître que la striation longitudinale est due à des fibrilles ; cette opinion a été confirmée par l'observation de leur section sur des coupes transversales.

Nous avons attiré spécialement votre attention sur la distribution des noyaux, sur leur situation superficielle et sur le protoplasma granuleux qui les entoure. Certains noyaux nous ont paru faire exception à la règle, et être situés dans l'intérieur d'une fibre. Mais, en les examinant attentivement, nous avons reconnu qu'ils se trouvent en réalité tantôt entre deux fibres accolées, tantôt dans une maille du réseau plus petite que les autres et qu'ils remplissent totalement.

Voilà les faits positifs que nous avons acquis relativement à la constitution des fibres de Remak. Arrivons maintenant aux problèmes que nous devons soulever et aux hypothèses que nous pourrons formuler à leur sujet.

Une première question qui se présente a trait à leur constitution fibrillaire. Il est probable et même à peu près certain que les fibrilles dont nous avons reconnu l'existence correspondent à des cylindres-axes. Mais cette notion ne nous suffit pas, et, poussant plus loin l'analyse, nous de-

vons nous demander si ces cylindres-axes juxtaposés sont absolument nus ou s'ils sont revêtus d'une enveloppe. Je ne connais pas de méthode qui puisse nous renseigner exactement sur ce point, et les éléments dont il s'agit sont si fins et si délicats qu'il est bien difficile de se prononcer dans un sens ou dans l'autre. Je dois donc laisser cette question provisoirement sans réponse ; j'y reviendrai tout à l'heure lorsque je formulerai une hypothèse sur la constitution morphologique de la fibre de Remak.

Une seconde question a trait au rapport des fibrilles constitutives d'une fibre de Remak les unes avec les autres. Ces fibrilles sont-elles simplement placées les unes à côté des autres comme des javelots dans un faisceau, ou bien sont-elles réunies les unes aux autres par une substance cimentante?

Cette question se confond avec celle qui a trait au noyau et au protoplasma, comme nous allons le voir. Nous avons déjà cherché à reconnaître si le noyau situé à la surface de la fibre de Remak est libre ou s'il est maintenu par une membrane enveloppante. Il nous a été impossible, vous vous le rappelez, de remarquer au-dessus de lui aucun contour qui correspondît à une membrane analogue à la gaîne de Schwann. Il se pourrait, à la vérité, qu'il existât une membrane et qu'elle fût assez fine, d'une réfringence assez rapprochée de celle de son milieu, pour échapper absolument à notre observation. Je vous dirai cependant que *a priori* je ne le crois pas. En effet, si elle existait, cette membrane serait l'enveloppe d'une cellule, et, si les fibres de Remak étaient entourées de segments cellulaires revêtus de membranes, analogues aux segments interannulaires des tubes à myéline, le nitrate d'argent devrait en déceler les soudures et les indiquer par un trait noir. Or il n'en est rien. Nous sommes donc en droit de dire que le protoplasma cellulaire

est à nu ou limité seulement par une petite couche condensée, en d'autres termes que la fibre de Remak ne possède pas de membrane proprement dite.

Cette absence de toute trace de soudure nous autorise même à ajouter que les noyaux n'appartiennent pas à autant de cellules distinctes, et que nous avons affaire ici à une masse cellulaire à plusieurs noyaux, analogue aux cellules à noyaux multiples qui se rencontrent dans d'autres tissus.

Enfin, dernier problème : quelle est l'extension de ces couches protoplasmiques disposées autour des noyaux? Sont-elles étendues sur toute la fibre à la manière d'un vernis, ou au contraire pénètrent-elles dans son épaisseur?

L'observation dont il s'agit est très-délicate, et, soit parce que nous ne disposons pas de grossissements suffisants, soit parce que, le sujet n'ayant pas encore été assez travaillé, nous ne possédons pas une bonne méthode, il est impossible d'arriver à un résultat décisif sur ce point. Cependant, nous ferons remarquer que, dans les meilleures préparations, les petits cercles qui, sur les coupes transversales, correspondent aux sections des fibrilles, semblent bien réellement noyés dans une substance cimentante.

Nous réunirons notre manière de voir sur cette question et sur les autres problèmes que nous venons de soulever dans l'hypothèse que nous allons formuler au sujet des fibres de Remak. D'après cette hypothèse, les fibres de Remak seraient constituées par des masses protoplasmiques allongées, dont les noyaux auraient été refoulés à la périphérie et au sein même desquelles seraient logées les fibrilles.

Il me reste à vous indiquer quelques considérations qui ont trait à la signification morphologique et physiologique des fibres de Remak.

Jusque dans ces derniers temps on admettait, et l'on admet même encore aujourd'hui généralement, que la

fibre de Remak est une fibre nerveuse à myéline arrêtée dans son développement et restée à l'état embryonnaire. D'après ce que je vous ai dit, cette opinion n'est plus soutenable. Nous savons en effet que la fibre nerveuse à myéline est un cylindre continu, sans anastomoses, se bifurquant à ses extrémités, et peut-être, mais rarement, dans l'intérieur des troncs nerveux. Elle est donc essentiellement différente de la fibre de Remak, et cette dernière ne peut pas être considérée comme en représentant la forme embryonnaire.

Les fibres de Remak constituent un système à part, destiné surtout à la vie organique. Cependant elles ne sont pas exclusivement chargées de pourvoir à l'innervation des organes viscéraux, car les nerfs qui se rendent à ces organes possèdent aussi un certain nombre de fibres à myéline. Nous en avons vu un exemple dans les nerfs de la rate.

Il est probable que ces fibres à myéline servent à rattacher les organes individualisés au système nerveux central, tandis que les fibres de Remak établissent leurs relations avec le système nerveux sympathique.

Je ne suis pas convaincu cependant que toutes les fibres à myéline soient d'origine cérébrospinale, et je crois qu'il peut y avoir des fibres nerveuses absolument organiques, c'est-à-dire allant du sympathique aux organes viscéraux et qui possèdent cependant de la myéline.

Voici comment je comprendrais qu'elles puissent se former :

On conçoit fort bien que les fibres nerveuses à myéline, venant du centre cérébrospinal et qui se trouvent dans les nerfs destinés aux organes viscéraux, agissent par influence sur les fibres de Remak au milieu desquelles elles sont plongées, de manière à faire prendre peu à peu à certaines d'entre elles le caractère de fibres nerveuses à myéline. Cette influence morphologique des fibres les unes sur les autres est

incontestable; j'aurai l'occasion de vous en citer des exemples lorsque nous parlerons du tissu des cicatrices.

Une seconde considération à l'aide de laquelle nous comprendrons mieux encore la possibilité de cette transformation est la suivante : nous savons que les invertébrés ne possèdent que des fibres sans myéline, qui servent également à toutes les fonctions. Les fibres nerveuses à myéline, qui n'existent que chez les vertébrés, sont donc le résultat d'un progrès, d'un développement, d'une différenciation continuée. Si un organisme tout entier arrive, par suite du progrès de la différenciation, à être pourvu de fibres à myéline, pourquoi un système organique ne franchirait-il pas à son tour cette même limite entre les deux ordres de fibres, et n'arriverait-il pas, lui aussi, à posséder des fibres à myéline?

Vous voyez qu'il n'est plus possible, en se plaçant au point de vue spécial des connaissances histologiques actuelles, de distinguer des nerfs de la vie organique et des nerfs de la vie animale, puisque ces deux ordres de nerfs contiennent en proportions variées des fibres à myéline et des fibres de Remak. D'après les dernières considérations que nous venons d'exposer, il est même possible que des fibres à myéline soient purement organiques.

La classification de Bichat, qui distinguait un système nerveux de la vie organique et un système nerveux de la vie animale, ne peut donc plus être admise aujourd'hui par les histologistes, ni pour les nerfs, puisque la plupart d'entre eux contiennent en proportions variées des fibres des deux espèces, ni même, comme nous venons de le voir, pour les fibres nerveuses. Nous devrons désormais nous abstenir dans ce domaine de toute classification physiologique, et nous en tenir à la classification simplement morphologique que nous avons adoptée, en distinguant les fibres, suivant leur forme, en fibres nerveuses à myéline et fibres de Remak.

TISSU CONJONCTIF DES NERFS.

Je passe à un autre chapitre, celui dans lequel je dois m'occuper du tissu conjonctif et des vaisseaux des nerfs.

Je commencerai par le tissu conjonctif.

Le tissu conjonctif des nerfs a été décrit au siècle dernier et est décrit aujourd'hui encore sous le nom de névrilème, de même que le tissu connectif des muscles est décrit sous le nom de périmysium. Vous savez que le périmysium a été divisé, suivant sa situation par rapport au muscle tout entier, en périmysium externe et périmysium interne. Cette distinction n'a pas été faite d'une manière aussi nette pour les nerfs, et cependant, pour être logique, il faudrait aussi distinguer un névrilème externe, celui qui enveloppe le nerf, et un névrilemme interne, celui qui pénètre dans son intérieur.

Ces noms sont du reste inutiles, ou plutôt ils sont nuisibles, car ils jettent le débutant dans l'embarras, parce qu'ils s'appliquent à des objets mal définis et encore plus mal limités. Puisqu'il s'agit du tissu conjonctif des nerfs et du tissu conjonctif des muscles, disons tout simplement : tissu conjonctif des nerfs, tissu conjonctif des muscles.

On a même introduit d'autres noms qui ne servent qu'à augmenter la confusion. C'est ainsi que M. Robin a pris le mot périnèvre pour désigner la gaîne d'un faisceau nerveux; Ayel Key et Retzius y ont ajouté les noms d'endonèvre pour le tissu qui pénètre dans un faisceau et d'épinèvre pour celui qui se trouve entre les différents faisceaux.

Si l'on voulait donner de la même façon des noms au tissu conjonctif des autres organes, on arriverait à créer une série de termes dont on serait fort embarrassé. Ainsi,

dans l'anatomie de la rate, on devrait dire périsplène pour désigner la capsule fibreuse, endosplène pour le tissu conjonctif qui est dans l'intérieur de l'organe, épisplène pour les fibres qui relient la capsule au péritoine et aux organes voisins. De même pour le foie, nous aurions le périhépate, l'endhépate, l'épihépate. Il n'y aurait aucune raison de ne pas continuer ainsi pour les autres organes du corps.

Je laisserai donc, une fois pour toutes, cette terminologie de côté, de même que, dans la description des muscles, j'ai évité d'employer le mot périmysium. Il n'est pas nécessaire de se servir de tous ces mots pour désigner le tissu connectif, qui affecte dans les nerfs une disposition tout à fait analogue à celle que nous lui connaissons dans beaucoup d'autres organes.

Nous trouvons en effet qu'il y a dans les nerfs des parties qui sont enveloppées d'une capsule ; en second lieu, il entre du tissu conjonctif à l'intérieur de ces parties capsulées; enfin, ces différentes parties capsulées sont elles-mêmes réunies entre elles par du tissu conjonctif. Par ces parties capsulées, j'entends, vous le comprenez bien, les faisceaux nerveux.

Si nous considérons par exemple un nerf composé d'un seul faisceau, comme le pneumogastrique du chien, nous reconnaissons qu'il est enveloppé d'une gaîne spéciale, sorte de capsule très-allongée ; cette gaîne, du reste, n'est pas isolée, elle est unie aux organes voisins par du tissu conjonctif lâche, et, de plus, elle envoie des cloisons à l'intérieur du nerf.

Choisissons maintenant un nerf plus complexe, le sciatique, par exemple. Ce nerf est composé de plusieurs faisceaux, qui possèdent chacun une gaîne spéciale, de la face profonde de laquelle partent des cloisons qui pénètrent dans son intérieur. Nous reconnaissons également que les différentes gaînes sont reliées entre elles par du tissu connectif.

Ce fait n'avait pas échappé, du reste, aux auteurs anciens, mais la première notion exacte que nous ayons sur la structure de la gaîne des nerfs nous a été fournie par Henle. Dans son anatomie générale, cet auteur consacre au névrilème une page de description. Autour des faisceaux volumineux, il admet un tissu cellulaire formé de fibres ou de membranes qu'il est assez embarrassé de décrire nettement :

« Le tissu cellulaire du névrilème a tous les caractères du tissu fibreux. Mais les cloisons tendues entre les faisceaux se composent de fibres ou de membranes ayant plus d'analogie avec les formes que le tissu cellulaire parcourt pendant son développement, ou représentant des transitions entre lui et les épithéliums. On rencontre encore assez fréquemment de véritables fibrilles de tissu cellulaire : mais elles ne sont pas aussi manifestement parallèles les unes aux autres et rangées en faisceaux. Elles sont plus isolées et entrelacées ensemble. Entre elles passent des fibres qui se distinguent par des renflements oblongs, obscurs, des résidus des cytoblastes aux dépens desquels ces fibres se sont produites. »

Mais quand il arrive aux petits nerfs que l'on peut examiner sans dilacération, il donne sur les gaînes qui les entourent des détails parfaitement exacts ; il les représente comme : « des tubes membraneux, dépourvus de structure, hyalins ou faiblement granulés, à la surface desquels se voient des noyaux de cellules étirés en long. J'ai vu de ces tubes, ajoute-t-il, qui ne renfermaient que deux fibres primitives[1] ».

Aujourd'hui nous pouvons aller plus loin que Henle, parce que nous possédons de meilleurs instruments et que nos méthodes ont été perfectionnées. Nous pouvons vous

[1] Henle. Anatomie générale. *Encyclop. anat.*, traduct. française, 1843, t. VII, p. 164.

montrer sous un de ces microscopes des nerfs composés d'un seul tube nerveux qui possèdent une membrane enveloppante ; j'appellerai cette membrane, gaîne de Henle, du nom de l'auteur qui l'a découverte.

Si nous examinons par exemple un nerf musculaire, soit chez la grenouille, soit chez un mammifère, soit plutôt chez le lézard qui convient le mieux pour ces observations, nous pourrons reconnaître, en le suivant vers sa terminaison, qu'il finit par se diviser en tubes nerveux isolés. Autour de ces tubes, caractérisés par la myéline, les étranglements annulaires et les noyaux des segments interannulaires, nous distinguerons un second contour formé par une membrane, au-dessous de laquelle se remarquent des noyaux logés dans une masse de protoplasma qui y adhère (fig. 5, Pl. III).

Vous voyez donc qu'un tube nerveux isolé peut posséder une membrane de Henle. Cette observation, qu'il vous sera facile de répéter, nous servira de point de départ dans la description que nous ferons de la gaîne des nerfs.

Voici maintenant les procédés par lesquels on met cette membrane en évidence. Tout d'abord on peut l'apercevoir sur le nerf vivant. En examinant le poumon de la grenouille à l'aide de l'appareil de Holmgren (voy. p. 97), vous trouverez sans beaucoup de peine de petits nerfs contenant un seul tube nerveux à myéline et qui sont entourés d'une membrane possédant des noyaux. Mais, pour la distinguer facilement dans ces conditions, il faut déjà la connaître, et il est difficile de la démontrer par ce moyen à ceux qui ne sont pas exercés encore à l'observation microscopique. Elle peut également être reconnue sur des parties enlevées à l'animal vivant et examinées dans l'eau. Il est vrai que la myéline devient granuleuse, mais cela ne nuit en rien à l'observation de la membrane qui nous occupe.

Les détails de la gaîne de Henle peuvent être appréciés beaucoup mieux à la suite de l'application aux nerfs de certains réactifs, parmi lesquels je placerai en première ligne l'acide osmique et le nitrate d'argent. Je vous parlerai d'abord de l'acide osmique.

Les nerfs que je vous recommande pour cette étude sont, comme je vous l'ai dit tout à l'heure, les nerfs musculaires, et il faut choisir de préférence ceux de la grenouille, du lézard, du rat, de la souris et même du lapin. On fait pénétrer dans le muscle la canule tranchante d'une seringue hypodermique, et l'on y pratique une injection interstitielle d'acide osmique à 1 pour 100 ou à 1 pour 200. Dès que la partie injectée a bruni, on la dégage à l'aide des ciseaux ou du scalpel, on la fait dégorger quelque peu dans l'eau, puis on la colore avec du picrocarminate, et, après l'avoir lavée de nouveau pour enlever l'excès de la matière colorante, on la dissocie méthodiquement à l'aide des aiguilles et de la pince.

C'est ainsi qu'a été pratiquée la dissociation pour obtenir le nerf musculaire que vous observerez dans l'une des préparations disposées devant vous. Ce nerf est revenu sur lui-même; vous y reconnaîtrez facilement les étranglements et les noyaux des segments interannulaires; puis, vous remarquerez, sur chacun de ses bords, un second contour, indiquant l'existence autour de lui d'une membrane secondaire d'enveloppe. Cette membrane est souple, comme le montrent les plis variés qu'elle forme, et on y reconnaît la présence de noyaux (fig. 3, Pl. III).

L'étude de ces gaînes se fait aussi avec avantage sur les nerfs thoraciques du rat. Dans ce but, il faut choisir, non pas ceux que l'on voit à l'œil nu et dont nous vous avons parlé à propos des étranglements annulaires, mais les petites branches qui s'en détachent ou qui cheminent à côté d'eux

et qui ne contiennent qu'un nombre très-restreint de tubes nerveux. Après avoir fait agir l'acide osmique en solution à 1 pour 200 ou à 1 pour 300 pendant une minute sur les filets nerveux tendus par l'écartement de la peau de la paroi thoracique (comme nous l'avons dit plus haut, p. 45), on les détache en les coupant aux deux extrémités avec des ciseaux, et on les porte dans l'eau distillée. Les filaments nerveux très-fins qui partent des faisceaux plus gros flottent dans l'eau où ils se reconnaissent facilement, grâce à leur coloration. Ils sont séparés de leurs attaches et amenés sur la lame de verre ; après les y avoir colorés par le picrocarminate, on les examine dans la glycérine acétifiée ou additionnée d'acide formique (1 pour 100).

Sur ces préparations, autour d'un faisceau, constitué seulement par trois ou quatre tubes nerveux, on reconnaît facilement à son double contour la membrane qui les enveloppe. Cette membrane est tapissée à sa face profonde par des noyaux. Çà et là, elle en présente aussi à sa face superficielle ; ceux-ci appartiennent à des cellules conjonctives plates de revêtement. Enfin, outre ces deux espèces de noyaux, on en remarque encore d'autres, situés au-dessous de la gaîne et appliqués directement sur les tubes nerveux du faisceau.

On doit donc distinguer, relativement à la gaîne de Henle, trois espèces de noyaux, correspondant à trois sortes d'éléments connectifs plats et possédant dès lors le caractère essentiel des cellules endothéliales : 1° tapissant la face interne de la gaîne de Henle et lui étant adhérentes, des cellules qui, nous le verrons bientôt, sont semblables à celles des endothéliums ; 2° des cellules plates appartenant au tissu conjonctif qui entoure le nerf, et reposant simplement sur la gaîne de Henle ; 3° des cellules connectives appartenant au faisceau nerveux lui-même, absolument dis-

tinctes de la gaîne de Henle et recouvrant directement les tubes nerveux (fig. 2, Pl. III).

Les nerfs qui traversent les sacs lymphatiques de la grenouille sont également assez minces pour que l'observation de la gaîne de Henle y soit possible; mais ils ne sont pas aussi commodes pour l'étude histologique que ceux dont nous venons de parler. En effet, les filaments dont ils font partie, et qui relient la peau de la grenouille aux parties sous-jacentes, contiennent en outre des vaisseaux et sont enveloppés d'une couche de tissu conjonctif. Ces éléments gênent l'observation, rendue plus difficile encore par la couche endothéliale dont le filament est revêtu. Les cordages vasculo-nerveux de la grenouille sont donc à rejeter au moins pour les premières recherches; mais, lorsque l'on connaît déjà les faits, on peut sans difficulté les y retrouver.

ONZIÈME LEÇON

(16 JANVIER 1877)

Tissu conjonctif des nerfs.

GAÎNE DE HENLE. — Son observation, après l'action de l'acide osmique, dans la membrane palatine de la grenouille. — 1° Nerfs arrachés de la membrane après l'action de l'acide osmique. Coloration au picrocarminate. 2° Nerfs observés en place dans la membrane colorée à la purpurine et examinée dans le baume. — Anastomoses. — Manière dont se comporte la gaîne à leur niveau. — Nerfs récurrents.

Étude de la gaîne de Henle à l'aide du nitrate d'argent. — Nerfs thoraciques du rat. — Endothélium. — Avidité avec laquelle les cellules endothéliales réduisent le sel d'argent. — Double couche de ces cellules sur les faisceaux. — Première observation de l'endothélium des nerfs. Hoyer, Wiensky.

Résumé des connaissances acquises sur la gaîne de Henle. — Cette gaîne est par rapport à celle des gros faisceaux ce que la membrane des capillaires est par rapport aux tuniques des artères.

Enveloppe des gros faisceaux nerveux. — Premières notions obtenues par l'examen de coupes longitudinales et transversales. — Méthodes diverses de durcissement. — Dessiccation. — Précautions à prendre. — Résultats généraux : Distinction du tissu conjonctif des nerfs en gaînes lamelleuses, tissu conjonctif périfasciculaire et tissu conjonctif intrafasciculaire.

MESSIEURS,

En commençant avec vous l'étude du tissu conjonctif des nerfs, j'ai cherché, par l'ordre même que j'ai suivi, à vous indiquer la marche de la science dans cette importante question.

Vous avez vu que les premières notions sur ce sujet ont été données par Henle. Il a découvert, non pas sur les gros troncs nerveux, mais sur les petits faisceaux voisins de leur terminaison, une gaîne mince, possédant des noyaux, et à laquelle il convient, ainsi que je vous l'ai dit, de donner le nom de gaîne de Henle. C'est sous ce nom que je la désignerai toutes les fois que j'aurai à vous en parler.

Je vous ai indiqué plusieurs méthodes pour reconnaître cette gaîne. Après vous avoir parlé de l'observation que l'on en peut faire sur les nerfs vivants et sur les nerfs examinés dans l'eau, je suis arrivé à vous entretenir de son étude à l'aide de l'acide osmique. Je vous ai montré un nerf musculaire du lézard fixé par ce réactif et constitué par un seul tube nerveux entouré d'une gaîne de Henle. Cette observation réussit plus facilement chez le lézard que chez les autres animaux qui servent habituellement à nos recherches, à cause de la longueur que possèdent chez lui les nerfs isolés, depuis l'endroit où ils se séparent du faisceau commun jusqu'à leur terminaison dans la substance musculaire.

Nous avons appliqué le même réactif aux nerfs thoraciques du rat et à ceux des cordons vasculo-nerveux des sacs lymphatiques de la grenouille. Je vais aujourd'hui compléter ces indications en vous parlant d'un objet excellent pour l'étude de la gaîne de Henle : la membrane palatine de la grenouille. Cette membrane, qui recouvre toute la voûte du palais et qui se continue avec l'œsophage, n'est pas soudée à la lame osseuse qu'elle revêt. Elle en est séparée par un sac lymphatique, et, par conséquent, il n'est pas difficile de l'isoler. Les nerfs lui arrivent par deux troncs principaux, qui se trouvent à l'union du palais et de l'œsophage.

Voici comment il faut vous y prendre pour obtenir et pour préparer cette membrane. La grenouille étant attachée,

ou immobilisée par la destruction de la moelle épinière, ou encore, ce qui vaut mieux, tuée par l'hémorrhagie résultant de l'excision de la pointe du cœur, on agrandit la fente buccale au moyen de deux coups de ciseaux, de manière à rabattre la mâchoire inférieure et à mettre à découvert la membrane palatine ainsi que l'œsophage à son origine. L'animal étant alors placé sur le dos, comme vous le voyez ici, l'œsophage est sectionné transversalement (ce qui se fait sans effusion de sang lorsque l'on a excisé préalablement la pointe du cœur); le lambeau antérieur étant soulevé avec une pince, il est facile de détacher, au moyen de quelques coups de ciseaux, ses attaches au tissu sous-jacent. On découvre alors les deux troncs nerveux qui entrent dans la membrane palatine. On les sectionne à leur base, et l'on achève d'isoler la membrane, en la séparant, comme je le fais ici, des bords de la mâchoire supérieure. Ainsi détachée, je la place sur cette plaque de liége, de manière que sa face profonde regarde en haut; elle y est étalée, étendue autant que possible, et fixée en extension au moyen d'un grand nombre d'épingles que je plante sur ses bords. J'y verse alors quelques gouttes de cette solution d'acide osmique à 1 pour 100, et je mets la plaque de liége avec la membrane sous une cloche de verre, pour n'être pas incommodé par les vapeurs de l'acide osmique. Au bout de quelques minutes, la membrane est fixée par le réactif; j'enlève alors, comme vous le voyez, les épingles, je saisis la membrane par le bord avec une pince et je la fais flotter dans l'eau. Il est bon de ne pas laisser agir trop longtemps l'acide osmique, autrement il devient difficile de colorer le tissu.

Après le lavage à l'eau, la membrane palatine est placée pendant vingt-quatre heures dans le picrocarminate où elle se colore, puis elle est lavée de nouveau à l'eau et disposée

sur une lame de verre, sa face profonde regardant en haut. Les petits nerfs qui y entrent à son point d'union avec l'œsophage sont aisément reconnaissables à leur coloration noire. Ils sont saisis avec une pince et arrachés de la même façon que l'on arrache les vaisseaux de la pulpe cérébrale. Si la traction ne suffit pas, il faut s'aider des aiguilles et du scalpel pour les dégager dans la plus grande longueur possible. Ils sont alors étalés sur une lame de verre et traités par une goutte d'acide acétique fort. Comme j'ai déjà eu l'occasion de vous le dire, ce réactif énergique n'a plus d'inconvénients après que les nerfs ont été fixés dans leur forme par l'acide osmique. L'acide acétique est remplacé progressivement sous la lamelle par la glycérine.

Les dispositions que vous pourrez observer sur ces nerfs ainsi préparés leur sont communes avec tous les petits nerfs, et, si je vous les recommande spécialement pour cette étude, c'est surtout à cause de la facilité avec laquelle ils se laissent isoler. Dans la préparation que nous venons d'en faire, vous constaterez qu'ils sont couverts dans toute leur longueur de la gaîne de Henle ; aux points où ils se bifurquent, cette gaîne se bifurque également pour donner une enveloppe spéciale à chacun des deux rameaux. Les petits faisceaux se terminent par des extrémités brisées, aux points où ils se sont rompus sous l'effort de la traction. En ces points, sur un certain nombre d'entre eux, on remarque que la déchirure s'est faite plus profondément pour les tubes nerveux que pour la gaîne qui les enveloppait, de telle sorte que cette gaîne dépasse d'une certaine longueur le bout du faisceau. J'ai disposé, sous un de ces microscopes, une préparation où ce fait se reconnaît nettement. Sur la portion de la gaîne privée de son contenu, vous distinguerez des noyaux fortement colorés en rouge et

des plis longitudinaux ou légèrement obliques, qui tiennent à ce que la membrane s'est affaissée sur elle-même. Ces plis sont si nets, si rigides, si brillants, qu'on se demande au premier abord si ce ne seraient pas des fibres. Mais, en faisant l'observation avec un fort grossissement, on reconnaît que l'on a réellement affaire à des plis.

A ce propos, nous devons nous poser une question, qui acquerra un intérêt plus grand lorsque nous aurons étudié les gaînes des nerfs plus volumineux. La gaîne de Henle est-elle une membrane amorphe contenant des noyaux, ou possède-t-elle une structure? Est-elle analogue à la membrane de Schwann ou au sarcolemme, ou constituée au contraire par du tissu conjonctif? Si nous en jugions simplement par les observations que nous avons faites jusqu'ici, nous devrions croire que c'est une membrane amorphe; mais l'étude des gaînes de faisceaux plus volumineux nous conduira au contraire, comme vous le verrez bientôt, à la considérer comme étant de nature connective.

Une seconde méthode pour étudier les nerfs de la membrane palatine consiste à les observer en place dans leurs rapports normaux. A cet effet, lorsque la membrane, après avoir été fixée par l'acide osmique, comme dans le premier procédé, est placée dans l'eau, on racle avec un scalpel l'épithélium buccal qui la recouvre et la rend opaque. Cet épithélium se détache assez facilement et flotte dans l'eau sous forme de débris jaunâtres. Lorsqu'il est enlevé, la membrane est encore trop épaisse et trop peu transparente pour permettre l'observation des détails qui nous intéressent. La glycérine ne suffirait pas pour l'éclaircir; et si l'on veut obtenir une bonne préparation, il faut avoir recours à l'essence de girofle après déshydratation par l'alcool, et à l'inclusion dans le baume du Canada.

C'est ainsi qu'est faite la préparation que je mets sous vos yeux, et où vous pourrez reconnaître à l'œil nu les nerfs principaux. En l'examinant au microscope, vous distinguerez aisément tous les nerfs, même les plus petits, grâce à leur coloration noire; mais les gaînes vous échapperont.

Si, dans l'espoir de les faire apparaître, on colore la membrane avec le picrocarminate avant de l'éclaircir, les éléments cellulaires devenus rouges se montrent tellement nombreux dans la préparation qu'ils masquent les détails des faisceaux nerveux.

Aussi faut-il avoir recours, pour l'observation que nous voulons faire, à la coloration par la purpurine; la membrane, après avoir été fixée, lavée et débarrassée de son épithélium, est maintenue dans la solution colorante pendant vingt-quatre ou quarante-huit heures; elle peut même y séjourner plus longtemps sans inconvénient; puis elle est lavée, déshydratée, éclaircie et montée comme nous venons de dire.

A la suite de ce traitement, les noyaux sont colorés en rose faible, suffisamment pour être nettement visibles; les cellules restent incolores, de telle sorte qu'elles ne masquent pas les nerfs, dont l'observation se fait sans difficulté. Vous pourrez reconnaître, sur la préparation ainsi obtenue que je vous soumets, plusieurs faits intéressants. Le premier, que nous avons déjà observé par la méthode précédente, c'est la manière dont se comporte la gaîne à la bifurcation des nerfs; quand un nerf se divise pour donner deux nerfs plus petits, la gaîne se divise en même temps pour fournir à chacun de ces nerfs un tube enveloppant.

En second lieu, vous remarquerez que, sur les points où les filaments nerveux s'anastomosent les uns avec les autres, la gaîne de Henle se comporte absolument comme se

comporte la tunique des vaisseaux capillaires dans un réseau, c'est-à-dire qu'il y a abouchement complet. Lorsqu'un rameau nerveux se détache d'une branche principale pour aller en rejoindre une autre, la gaîne de la première branche principale donne à ce rameau un tube secondaire, et celui-ci s'abouche à plein canal dans la gaîne de la seconde branche.

En poursuivant l'observation, nous constaterons qu'il existe dans la membrane palatine non-seulement des entre-croisements ou des anastomoses, c'est-à-dire des filaments nerveux passant d'une branche dans une autre, mais encore de véritables nerfs récurrents, c'est-à-dire qu'un rameau anastomotique, partant d'une branche nerveuse et venant en rejoindre une seconde, se dirige dans cette dernière de la périphérie vers le centre. Nous verrons plus tard quelles conséquences physiologiques on peut tirer de ce fait. Pour aujourd'hui, je me contente de le signaler à votre attention.

Un autre point que je vous ferai remarquer est celui-ci : même lorsque l'on a pratiqué l'extension de la membrane palatine avec tout le soin possible, les nerfs y sont encore plissés. Les ondulations qui y existent portent non-seulement sur les tubes nerveux, mais aussi sur la gaîne de Henle qui les entoure. Sur les points où cette gaîne est doublée de noyaux et de cellules, vous verrez ces éléments se mouler sur tous les plis de la gaîne à laquelle ils appartiennent. Cette observation vous montre quelle est la souplesse, je dirai presque la malléabilité des éléments cellulaires qui accompagnent la gaîne de Henle.

Je passe maintenant à l'analyse de la gaîne des petits nerfs au moyen du nitrate d'argent.

Les meilleurs objets pour cette étude sont les nerfs thoraciques des rongeurs, et surtout du rat. Lorsque je vous ai parlé des étranglements annulaires observés après l'action du nitrate d'argent, je vous ai décrit en détail (p. 43) la méthode qu'il faut suivre, d'abord pour apercevoir ces nerfs grêles en écartant avec les doigts la peau de la paroi costale, ensuite pour les imprégner en versant avec une pipette une solution de nitrate d'argent dans la cavité ainsi formée. Dégagés avec des ciseaux et saisis par une extrémité avec une pince, ces nerfs devenus rigides sont portés dans la solution de nitrate d'argent, où l'imprégnation se poursuit. Il importe cependant de ne pas les laisser trop longtemps dans le réactif, car nous ne nous proposons ici que l'imprégnation des parties superficielles. On les lave ensuite dans l'eau, où il est nécessaire qu'ils séjournent pendant un temps assez long, une heure environ, si l'on veut obtenir une préparation persistante. En effet, lorsque l'excès du nitrate d'argent n'a pas été entièrement enlevé par le lavage, le réactif continue son action, et, au bout de quelques semaines, les nerfs sont complétement noirs. La préparation est montée dans l'eau, à laquelle la glycérine doit être substituée très-lentement. A mesure qu'elle pénètre dans le tissu, elle éclaircit le nerf, qu'il est dès lors facile d'observer par transparence.

C'est en vue de cette transparence qu'il est avantageux de choisir pour l'étude les nerfs thoraciques du rat; ceux du lapin ne conviennent pas aussi bien, parce qu'ils sont trois ou quatre fois plus épais.

Examinons maintenant un de ces nerfs avec un grossissement moyen. Nous trouverons autour de lui une gaîne connective qui en double ou en triple le diamètre; au-dessous de cette couche connective, et à la surface même du faisceau, nous distinguerons un dessin régulier formé par

des lignes noires, qui limitent des champs polygonaux. Ces lignes correspondent, comme vous le savez, à un ciment intercellulaire, et indiquent l'existence, à la surface du faisceau, d'un revêtement endothélial. Elles sont le plus souvent recouvertes de grains noirs plus ou moins volumineux formés par de l'albuminate d'argent. Les cellules elles-mêmes, qui, dans les imprégnations d'argent, sont habituellement ménagées, montrent ici des grains ou des taches analogues, ce qui prouve l'activité avec laquelle ces éléments réduisent le nitrate d'argent.

L'endothélium dessiné sur nos préparations correspond, sans aucun doute, à la gaîne de Henle. Quant au tissu conjonctif que nous avons remarqué tout autour, il est surajouté à cette gaîne et forme au faisceau nerveux une seconde enveloppe. Vous êtes étonnés sans doute de voir que ce tissu conjonctif n'est pas coloré par le nitrate d'argent ; cela tient à ce que l'argent se porte sur les éléments pour lesquels il a le plus d'affinité, c'est-à-dire d'abord sur le ciment intercellulaire, ensuite sur les cellules endothéliales elles-mêmes. Il n'y a dans le nerf que les étranglements annulaires et les cylindres-axes qui réduisent le nitrate d'argent avec autant d'activité. Le tissu de la gaîne connective, au contraire, n'est imprégné qu'exceptionnellement.

Les cellules endothéliales de la gaîne de Henle sont grandes, irrégulièrement polygonales, et séparées par une couche excessivement mince de ciment intercellulaire. Comme les nerfs qu'elles revêtent sont peu épais et qu'on les a rendus transparents au moyen de la glycérine, on peut distinguer alternativement, en faisant varier la distance de l'objectif au moyen de la vis micrométrique, l'endothélium de la face supérieure et celui de la face inférieure, et se convaincre que le revêtement entoure réellement le nerf tout entier.

Sur la face supérieure du nerf, examinée avec soin et au moyen de déplacements très-légers de l'objectif, on reconnaît qu'il y a deux réseaux de lignes noires, dont les travées paraissent s'entre-croiser, et par conséquent deux surfaces endothéliales. Ces deux couches sont si voisines que l'on peut supposer qu'elles représentent deux feuillets endothéliaux appliqués directement l'un sur l'autre.

La première fois que je vous ai parlé de l'endothélium des nerfs (p. 44 et 45), je vous ai dit que MM. Axel Key et Retzius s'en attribuaient la découverte, quand bien même

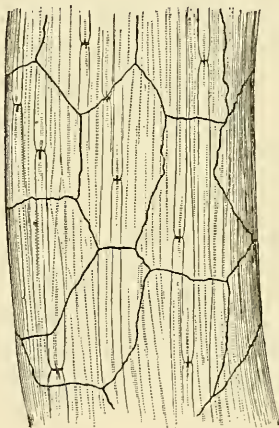


Fig. 11. — Nerf thoracique de la souris. — Imprégnation par le nitrate d'argent. Couche endothéliale dessinée par l'imprégnation. — 200 diamètres.

j'avais avant eux indiqué son existence et figuré sa disposition. Ces auteurs citent même mon travail, sans être empêchés par cette citation de revendiquer la découverte comme leur appartenant. Du reste, il est inutile de discuter ce point plus longuement; la découverte en question n'appartient ni aux auteurs suédois ni à moi, puisqu'elle

avait été faite antérieurement. En effet, en 1865, Hoyer[1], en traitant par le nitrate d'argent les corpuscules de Pacini, qui, comme vous le savez, sont enveloppés de couches superposées à la manière des folioles des oignons, couches entre lesquelles existent des noyaux, Hoyer, dis-je, a vu se dessiner dans ces corpuscules une série de réseaux endothéliaux. Il en a conclu que les noyaux que l'on voit entre ces couches correspondent chacun à une cellule endothéliale, ou, pour conserver son expression, à une cellule de faux épithélium. Il a traité ensuite, par le même réactif, les nerfs de la grenouille et y a remarqué un réseau endothélial analogue.

Son observation s'arrête là. Ces recherches furent reprises par un autre histologiste russe, Wiensky[2], sous la direction de Rudnew. Le travail de Wiensky a été publié en russe, et nous ne le connaissons que par une analyse allemande; mais comme cette analyse a été faite par Rudnew lui-même, nous pouvons la considérer comme exacte. Wiensky a reconnu sur un assez grand nombre de nerfs un revêtement endothélial (pseudo-épithélial) composé de plusieurs couches. Nous reviendrons sur ce point à propos des gros faisceaux; ici, je tenais seulement à établir que c'est Hoyer qui a découvert la gaîne endothéliale, fait que j'ignorais à l'époque de la publication de mon premier travail.

Je dois maintenant vous donner le résumé des connaissances que nous avons acquises sur la gaîne de Henle.

[1] Hoyer. *Ein Beitrag zur Histologie bindegewebiger Gebilde*. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1865, p. 204.

[2] Wiensky. Sur l'extension du pseudo-épithélium dans l'organisme des vertébrés, travail analysé par Rudnew dans *Canstatt's Jahresbericht*, 1868, t. I, p. 25.

Nous avons vu que cette gaîne est un tube formé par une membrane dans laquelle sont disposés des noyaux. Ces noyaux sont situés, non pas à sa face externe, comme le croyait Henle; non pas dans son épaisseur, comme le soutient M. Robin, mais sur sa face profonde. Ils appartiennent aux cellules endothéliales qui tapissent la face interne de la membrane, et dont nous avons vu les contours dessinés par l'imprégnation d'argent.

Il existe donc à la face interne de la gaîne un revêtement continu de cellules endothéliales ; mais ces cellules ne sont pas les seules que l'on y rencontre. Nous avons vu, en effet, qu'à la surface des nerfs traités par l'acide osmique, sur lesquels on fait agir l'acide acétique après coloration par le picrocarminate, on distingue trois sortes de noyaux, correspondant à trois espèces de cellules : les noyaux qui appartiennent à la gaîne endothéliale ; des noyaux qui se trouvent disposés sur le faisceau nerveux lui-même, en dedans de la gaîne ; et enfin d'autres noyaux externes à la gaîne et appartenant à des cellules de tissu conjonctif plates et étendues, qui en revêtent la surface sur certains points. Cette dernière disposition est commune à tous les organes élémentaires placés dans le tissu conjonctif ; ils présentent tous un certain nombre de cellules plates appliquées à leur surface. Les faisceaux nerveux, qui cheminent entre les organes et les éléments, et sont, par conséquent, toujours plongés dans leur tissu conjonctif interstitiel, ne font pas exception à la règle.

Nous avons reconnu que cette gaîne se divise et se subdivise pour accompagner les rameaux des branches nerveuses et qu'elle existe jusque sur les tubes nerveux isolés. Lorsque les petits faisceaux s'anastomosent, leurs gaînes s'abouchent à plein canal.

La gaîne de Henle est, par rapport à la gaîne des fais-

ceaux plus volumineux, ce qu'est la membrane des capillaires par rapport aux tuniques des artères. En effet, de même que la membrane des capillaires se double d'une tunique musculaire quand on passe aux artérioles, puis de plusieurs tuniques composées d'éléments variés quand on arrive aux grosses artères, de même, lorsque l'on remonte le long de l'arbre nerveux et que l'on passe des rameaux les plus fins aux branches qui ont des dimensions de plus en plus considérables, on les voit enveloppées d'une gaîne de plus en plus épaisse et de plus en plus compliquée.

Ce fait intéressant avait été entrevu par Bichat; non pas qu'il connût les détails de structure des gaînes nerveuses, mais il avait saisi le rapport général que nous venons d'exprimer.

La marche logique de notre description devrait nous conduire à étudier, à mesure qu'elles se montrent, les complications de la gaîne primitive, et par conséquent à prendre maintenant pour objet de notre examen les gaînes dont la forme se rapproche le plus de celle de la gaîne de Henle. Nous suivrons un autre ordre qui nous paraît avoir des avantages pratiques. Nous irons de suite aux plus gros nerfs, et, quand nous nous serons rendu compte de la manière dont est disposée leur gaîne, il nous suffira de quelques mots pour indiquer la texture des formes intermédiaires.

Les premières notions sur l'enveloppe des gros troncs nerveux peuvent être acquises sur des coupes longitudinales, et surtout sur des coupes transversales des nerfs, par exemple du nerf sciatique du chien ou de l'homme.

Le durcissement des segments nerveux enlevés s'obtient de plusieurs façons. Ainsi, une macération de huit jours

dans l'acide chromique, suivie d'une immersion de vingt-quatre à quarante-huit heures dans l'alcool fort, ou bien un séjour de plusieurs mois dans le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100, également suivi de l'immersion dans l'alcool, donne aux nerfs une consistance suffisante pour les coupes.

Vous pourrez aussi, après avoir fait macérer les nerfs pendant vingt-quatre heures, soit dans l'acide picrique, soit dans l'alcool, les faire durcir complétement en les plongeant pendant vingt-quatre heures dans une solution de gomme arabique faible et ensuite dans l'alcool. Le détail de ces procédés est du reste indiqué dans tous les ouvrages de technique.

La méthode de durcissement la plus simple, la première dont on ait fait usage en histologie, la dessiccation, ne paraît pas, au premier abord, convenir pour les nerfs. Il semble, en effet, que la matière grasse contenue dans les tubes nerveux doive diffuser et rendre toute la préparation indistincte. Il n'en est rien, et l'on obtient par ce moyen de très-bonnes coupes, si l'on a soin de prendre les quelques précautions que je vais vous indiquer. En premier lieu, il importe que la dessiccation soit rapide. Dans ce but, le nerf tendu sur une lame de liége est placé dans un endroit chaud et aéré, en hiver près d'un poêle ou d'une cheminée; au bout de quelques heures, il a acquis une dureté suffisante. Les coupes sont alors pratiquées suivant les règles générales que nous avons indiquées pour les tissus desséchés. Il faut se servir d'un rasoir à tranchant solide, de manière qu'il ne risque pas de s'ébrécher. Le segment de nerf est placé dans une fente faite à la scie, soit dans un morceau de moelle de sureau, soit dans un bouchon de liége fin. Les coupes sont faites d'arrière en avant, et aussi minces que possible. Elles sont recueillies sur un morceau

de papier, et les meilleures sont portées dans l'eau pour les faire gonfler.

Mais voici où il faut prendre pour les nerfs une précaution particulière. La myéline n'a pas perdu en séchant la propriété de se mettre en filaments et en boules, de sorte que, si on laisse séjourner la coupe dans l'eau pendant un certain temps, une heure par exemple, la gaîne médullaire des tubes nerveux se gonfle et s'altère, et la préparation devient absolument méconnaissable. Pour éviter cet inconvénient, il faut, dès que la lame de tissu a repris sa dimension normale, ou même un peu auparavant, la sortir de l'eau, la placer sur une lame de verre dans le picrocarminate pendant quelques instants, puis remplacer ce liquide par de la glycérine additionnée d'un dixième d'acide formique.

Les préparations que l'on obtient ainsi sont aussi bonnes, au point de vue du tissu conjonctif des nerfs, que les coupes faites après durcissement par la gomme et l'alcool, et meilleures que celles obtenues après l'action de l'acide chromique et des bichromates.

Chacun des faisceaux nerveux s'y montre entouré d'un cercle fortement coloré en rouge par le carmin. Ces faisceaux sont unis entre eux par un tissu conjonctif dans lequel se remarquent des artères, des veines et des capillaires qui ont une direction parallèle à celle des tubes nerveux. Enfin, à l'intérieur de chaque faisceau, on reconnaît la présence de cloisons connectives qui contiennent des vaisseaux sanguins. Dans une préparation de ce genre, vous pourrez donc distinguer :

Une gaîne qui enveloppe chaque faisceau, et que j'ai appelée gaîne lamelleuse;

Du tissu conjonctif disposé autour de cette gaîne, et qui, lorsque le nerf possède plusieurs faisceaux, les ré-

unit entre eux; c'est ce que j'ai désigné sous le nom de tissu conjonctif périfasciculaire (je ne l'ai pas appelé interfasciculaire, parce que cette désignation ne pourrait s'appliquer aux nerfs composés d'un seul faisceau);

Enfin, des lames connectives distribuées dans l'intérieur de chaque faisceau et qui appartiennent au tissu conjonctif intrafasciculaire.

DOUZIÈME LEÇON

(18 JANVIER 1877)

Tissu conjonctif des nerfs. — Gaîne lamelleuse.

Distinction de la gaîne lamelleuse, du tissu conjonctif périfasciculaire et du tissu conjonctif intrafasciculaire.

GAÎNE LAMELLEUSE. — *Historique.* — Bichat. — Bogros : Ses injections des faisceaux nerveux. Sa gaîne pulpeuse n'est autre chose que l'ensemble des tubes nerveux refoulés à la périphérie par l'injection. — Cruveilhier : Il décrit la gaîne du faisceau comme une séreuse. — Henle. — Charles Robin. Critique de sa description du périnèvre. — Recherches de l'auteur. — Travail postérieur d'Axel Key et Retzius.

Étude histologique. — Première observation de la gaîne lamelleuse sur une coupe transversale après dessiccation. — *Nombre des lamelles.* Divers modes de préparation pour le déterminer. — 1° Coupes transversales après injection de gélatine additionnée de nitrate d'argent : Lamelles distinguées par des lignes noires granuleuses, qui sont le profil de l'endothélium. — Nombre variable de lamelles suivant les nerfs. — 2° Coupes après durcissement par l'acide osmique et l'alcool. Nécessité de choisir dans ce cas le pneumogastrique du chien. Coloration à la purpurine : Distinction des lamelles par les noyaux interposés. — 3° Coupes après n'importe quel procédé de durcissement, colorées et traitées ensuite par l'acide acétique : Gonflement des lamelles. — Leur distinction en une portion colorée et une portion incolore. — *Structure des lamelles.* Séparation de la gaîne après macération du nerf dans le bichromate d'ammoniaque. Dissociation en lames minces. Coloration par l'hématoxyline. — Endothélium et noyaux endothéliaux.

MESSIEURS,

Nous allons étudier aujourd'hui le tissu conjonctif des gros cordons nerveux.

Je dois vous prévenir d'avance que cette étude est une des plus délicates et des plus difficiles de notre sujet. C'est en même temps l'une des plus importantes, surtout au point de vue du tissu conjonctif en général, et aussi au point de vue des altérations qui surviennent dans les nerfs sous l'influence des maladies.

Vous reconnaîtrez, d'après l'exposé que je vais faire des phases par lesquelles a passé cette question, combien les différents auteurs ont eu des manières de voir diverses et même opposées, et quel travail il a fallu jusqu'à ce que l'on ait acquis à ce sujet des notions un peu précises.

Avant d'aborder cet exposé historique, je dois vous rappeler la distinction que j'ai établie à la fin de la dernière leçon dans le tissu conjonctif des nerfs.

Je vous ai dit que, sur des coupes transversales, colorées par le picrocarminate, chaque faisceau nerveux est reconnaissable à ce qu'il est entouré d'un anneau plus ou moins fortement coloré en rouge. Les différents faisceaux sont réunis les uns aux autres par un tissu conjonctif à travées longitudinales, dans lequel circulent des vaisseaux sanguins. Enfin, à l'intérieur de chaque faisceau se montrent des cloisons conjonctives, également colorées par le carmin, et subdivisant ce faisceau en départements secondaires.

L'ensemble de ce tissu conjonctif a été compris par les anciens auteurs sous le nom de névrilème; je vous ai dit que, pour en bien distinguer les différentes parties, nous nommerions les gaînes des faisceaux, gaînes lamelleuses; le tissu conjonctif qui les entoure, tissu conjonctif périfasciculaire, et les cloisons dans l'intérieur des faisceaux, tissu intrafasciculaire.

Nous allons étudier séparément ces trois parties du névrilème, puis nous nous occuperons du rapport qu'elles ont les unes avec les autres.

Je commencerai par l'étude de la gaîne lamelleuse des faisceaux nerveux.

La gaîne lamelleuse est connue, plus ou moins bien, depuis longtemps. Déjà Bichat[1] avait remarqué que les cordons nerveux sont entourés d'une gaîne qui les enveloppe. Il décrit cette gaîne comme un tube membraneux faisant partie du névrilème, et contenant la moelle nerveuse.

Vers 1824, Bogros, prosecteur à la Faculté de médecine, s'appliquant à faire des injections des vaisseaux lymphatiques avec un appareil à mercure, — vous connaissez tous cette méthode ancienne d'injection, — piqua par hasard avec la pointe de sa canule dans un nerf et vit le mercure y pénétrer. Il poursuivit alors cette expérience et s'essaya à injecter les nerfs. Dans le travail qui a été publié après sa mort par un de ses amis, en 1827, et où les nerfs injectés de cette façon sont figurés[2], Bogros a soutenu qu'il existe un petit canal au centre de chaque faisceau nerveux. C'est ce canal que remplirait le mercure et dans lequel il faudrait faire pénétrer la pointe de la canule, pour que l'injection réussît. Autour de ce canal, ajoutait Bogros, il existe une gaîne spéciale, gaîne pulpeuse.

Quelques auteurs attribuent à Bogros la connaissance d'une gaîne connective propre à chaque faisceau nerveux; mais en lisant attentivement son mémoire, on arrive à se convaincre que, sous le nom de gaîne pulpeuse, il a décrit simplement le manchon formé autour de la masse

[1] Bichat. *Anatomie générale*, 1812, t. I, p. 157. (Nous avons cité ce passage, p. 28.)

[2] Bogros. Mémoire sur la structure des nerfs. *Répertoire d'anatomie et de Physiologie*, t. IV, 1827, p. 63. — Dans ce mémoire, l'auteur ne dit pas comment il a été conduit à faire l'injection des nerfs, mais nous trouvons dans l'anatomie descriptive de Cruveilhier (3e édit., t. IV, p. 459) les renseignements les plus précis à ce sujet. Or, Cruveilhier, comme contemporain, était à même d'être très-exactement renseigné.

injectée par les fibres nerveuses refoulées à la périphérie. Nous citerons en entier le passage de Bogros, pour ne pas laisser s'accréditer cette erreur :

« Tous les filets nerveux, à l'exception des nerfs optique, acoustique et olfactif, sont creusés d'un canal perméable à l'injection ; les parois de ce canal sont formées de deux tuniques de structure différente : l'une externe, fibreuse, dense, continue à la dure-mère, compose la gaîne des racines des nerfs du côté de leur extrémité centrale, s'identifie avec le tissu fibreux des organes dans lesquels les canaux se ramifient; l'autre, interne, molle, pulpeuse, compressible, cependant tenace, provient de la substance médullaire des racines des nerfs. La première appelée névrilème se compose de diverses lames fibreuses : les plus externes forment une enveloppe commune à tous les filets d'un même cordon nerveux : d'autres fibres profondes s'entre-croisent autour des filets, de manière à les unir les uns aux autres : des lames plus profondes, plus serrées, plus étroitement unies, fournissent à chaque filet du nerf une tunique distincte intimement appliquée sur la tunique interne. Cette dernière, appelée pulpeuse, est particulière à chaque filet nerveux, et quoiqu'elle ait beaucoup de ressemblance avec la substance cérébrale, elle en diffère pourtant par une ténacité plus grande. . . . .

. . . .

La pulpe médullaire est tellement comprimée par son enveloppe névrilématique, que lorsqu'on exprime les filets d'un cordon nerveux coupé en travers, on voit sur la section de chaque filet nerveux une éminence sphérique formée par la pulpe médullaire comprimée. L'injection prouve que c'est dans la substance médullaire que sont les canaux nerveux. On peut encore se convaincre de leur existence par l'inspection directe : si l'on examine à une vive lumière un

cordon nerveux coupé en travers, on voit que la petite sphère qui surmonte la section de chaque filet offre à son centre un point d'une couleur plus terne; ce point est l'orifice du canal nerveux dont les parois sont fortement appliquées sur elles-mêmes. Si le cordon est injecté et qu'on le comprime, on voit évidemment l'injection sortir par les points que je viens de faire connaître[1]. »

Cruveilhier[2] reprit les injections de Bogros, toujours avec le même appareil à mercure, et il arriva, en poursuivant l'injection par des piqûres successives comme on le fait pour les vaisseaux lymphatiques, à injecter les cordons nerveux sur toute la longueur du nerf jusqu'aux branches terminales. Il dit même avoir réussi à injecter de cette façon le nerf lingual jusqu'aux papilles de la langue !

Cruveilhier savait, ce qu'ignorait Bogros, que les nerfs sont constitués par des fibres nerveuses. Il chercha le canal central indiqué par cet observateur et ne put le trouver. L'opinion à laquelle il arriva sur cette question est très-exacte; il admet que chaque faisceau nerveux est constitué par des fibres contenues dans une gaîne analogue à une membrane séreuse et qu'il appela pour cette raison gaîne séreuse. Voici comment il s'exprime à ce sujet :

« Chaque filet nerveux est pourvu, indépendamment de sa gaîne névrilématique, d'une gaîne propre, contiguë au névrilème par sa face externe, contiguë au pinceau nerveux par sa face interne, qui est lisse et humide. Pour démontrer cette gaîne, il suffit de couper en travers un cordon nerveux, et de saisir le bout en forme de houppe d'un des filets qui dépassent la gaîne névrilématique rétractée : on retire alors, ordinairement sans effort, un filet nerveux de plusieurs centimètres de longueur, à surface lisse, qui

[1] Bogros, *Mémoire cité*, p. 66 et 67.
[2] Cruveilhier. *Anatomie descriptive*, 3e édit., t. IV, p. 463.

est complétement débarrassé de son névrilème. Eh bien ! ce filet est formé, non-seulement par la substance nerveuse, mais encore par une *gaîne propre* bien distincte du névrilème. Ce filet, ainsi dépouillé du névrilème, peut être aussi parfaitement injecté que s'il n'avait pas été séparé des autres filets qui entrent dans la composition du nerf dont il faisait partie. . . . .

Il suit de là que, dans l'injection centrale d'un nerf, on n'injecte ni le névrilème, ni la substance nerveuse, ni des vaisseaux, mais une *gaîne propre à chaque filet nerveux*. .

. . . .

Quelle est la structure de cette gaîne propre ? Je suis disposé à croire que cette gaîne, qui est d'ailleurs fort résistante, est de la nature des membranes séreuses, une membrane séreuse canaliculée, analogue à la membrane interne des vaisseaux ; et je me fonde sur son défaut d'adhérence avec les fibres nerveuses, sur sa surface interne, lisse et humide, sur la nécessité de la lubréfaction des filaments nerveux ou fibres nerveuses[1]. »

En Allemagne, jusque dans ces derniers temps, on s'en tenait aux observations de Henle, dont je vous ai déjà parlé (voy. p. 158). Une gaîne avait été vue autour des petits nerfs. Sur les gros troncs nerveux, le névrilème avait été dissocié, et Henle y avait distingué des fibres de tissu conjonctif, ce qu'il appelle des fibres de noyaux, et enfin des cellules épithéliales.

Henle considéra même cette coexistence des cellules épithéliales et du tissu conjonctif comme un fait important pour établir la transition entre le tissu conjonctif et les épithéliums. Vous savez qu'aujourd'hui la parenté de ces deux tissus est parfaitement établie sur des faits bien probants, et vous pouvez apprécier l'exactitude de l'observation de

[1] Cruveilhier. *Anatomie descriptive*, 3e édit., t. IV, p. 461-462.

Henle. Si l'on considère maintenant l'époque à laquelle elle a été faite, elle est certainement très-digne de remarque.

En 1854, M. Charles Robin, dans un mémoire de la Société de biologie, intitulé : *Du Périnèvre, espèce nouvelle d'élément anatomique*, a signalé à son tour la gaîne des faisceaux nerveux. Une lecture attentive et répétée de ce mémoire m'a conduit à penser que M. Robin n'a jamais examiné soigneusement la gaîne lamelleuse d'un gros faisceau nerveux. A coup sûr, il n'en a jamais fait de coupes transversales, même après dessiccation, ce qui eût été facile cependant, puisque cette méthode était alors d'un usage courant en histologie.

Il connaissait d'une part l'enveloppe des gros faisceaux nerveux, décrite sommairement par Bichat et minutieusement par Cruveilhier, d'autre part la gaîne anhiste que Henle avait découverte sur les petits faisceaux nerveux. Sous l'influence de ces idées de généralisation *a priori* qui forment le caractère de cette école qui s'est appelée l'école française, mais qui n'avait pas le droit de se donner cette qualité, il supposa que la gaîne des gros faisceaux devait être absolument semblable à la gaîne de Henle. Il décrit par conséquent la gaîne des faisceaux nerveux, ce qu'il appelle le périnèvre, comme une membrane amorphe contenant des noyaux dans son épaisseur. La description qu'il en donne s'appliquerait assez exactement à la gaîne de Henle, avec cette différence que dans cette dernière, comme j'ai eu l'occasion de vous le dire, les noyaux ne sont pas logés dans son épaisseur, comme le croit M. Robin, ni à sa superficie, comme le pensait Henle, mais à sa face profonde, dans les cellules endothéliales qui la doublent.

Fier de cette découverte, M. Robin se pose en grand juge et attaque le second anatomiste de France ; car on peut bien dire qu'après Bichat, Cruveilhier, un des fondateurs de

la nouvelle anatomie pathologique, est le plus grand anatomiste français. M. Robin s'exprime ainsi :

« Pour n'avoir pu remplir ces conditions (c'est-à-dire un examen anatomique microscopique tel que le faisait M. Robin), M. Cruveilhier s'est trouvé amené à déterminer comme séreuse, à comparer anatomiquement et physiologiquement aux synoviales, qui sont des parties complexes, un élément anatomique ayant la forme de tube, dont la substance est simplement homogène, amorphe et parsemée de noyaux, comme l'est, par exemple, celle des plus fins capillaires[1]. »

Voilà une phrase qui ne laisse aucune équivoque. J'aurai l'occasion d'établir que M. Cruveilhier, en regardant simplement les nerfs à l'œil nu avec ce soin, cette attention, cet excellent esprit qui le distinguaient, a beaucoup mieux vu, beaucoup mieux compris, beaucoup mieux interprété les faits que M. Robin, l'œil armé d'un microscope. Je relève ce fait pour vous montrer que le microscope n'est que l'un des moyens dont nous pouvons nous servir pour arriver à connaître les tissus, et pour vous engager à ne pas négliger les méthodes variées de l'observation à l'œil nu qui peuvent soit guider, soit contrôler les recherches que nous faisons à l'aide de notre instrument de travail habituel. Vous verrez bientôt que l'idée de M. Cruveilhier est la vraie, et qu'elle est en rapport avec les conceptions histologiques et physiologiques que nous avons aujourd'hui.

On en était encore, en Allemagne, aux observations de Henle, que Kölliker avait vérifiées et dont il s'était déclaré partisan, en France, aux données de M. Robin sur le périnèvre, quand je publiai en 1872 un petit mémoire sur ce sujet. J'avais examiné des coupes longitudinales et trans-

[1] Ch. Robin. *Mémoire sur le périnèvre, espèce nouvelle d'élément anatomique qui entre dans la composition du tissu des nerfs*. Comptes rendus de la Société de Biologie, 1854, 2e série, t. I, p. 99.

versales des nerfs ; j'avais repris, dans de nouvelles conditions, les injections de Bogros pour savoir où se répand la matière à injection ; enfin j'avais dissocié différentes parties que j'avais reconnues sur les coupes longitudinales et transversales.

La même année, MM. Axel Key et Retzius, qui savaient sans aucun doute que je m'occupais de cette question, puisque j'avais remis mon travail à M. Axel Key lui-même, et que je lui avais montré toutes mes préparations lors d'un voyage qu'il fit à Paris en octobre 1872, publièrent en langue suédoise un mémoire sur le même sujet. Ce mémoire est, il est vrai, daté de leur main du 20 août (le mien a paru en mars et en juillet), mais je ne l'ai reçu, comme tout le monde probablement, que dans le courant du mois de décembre. Les histologistes suédois arrivent à des résultats semblables à ceux que j'ai indiqués ; de plus, ils ont étendu leurs recherches à d'autres points ; ils ont étudié tout spécialement les rapports des enveloppes des nerfs avec celles de la moelle épinière, et les rapports des enveloppes du cerveau avec celles de la moelle et des nerfs crâniens. Je reviendrai sur leurs recherches à ce sujet, lorsque nous nous occuperons du cerveau et de la moelle. Mais il est nécessaire, avant d'aller plus loin dans mon exposé, que j'ajoute encore quelques mots à propos de leur travail.

Je ne sais pourquoi, dans les publications allemandes et même, je dois le dire, dans des publications françaises, on attribue à MM. Axel Key et Retzius la découverte de la gaîne lamelleuse des nerfs. Il est vrai qu'ils ont persisté à ne pas reconnaître la priorité de mes recherches, bien que l'occasion ne leur en ait pas manqué. Ainsi, dans le travail qu'ils ont publié en 1873 dans les archives d'anatomie microscopique de M. Schultze, et où ils auraient certainement dû rappeler ma publication, ils continuent à dé-

crire la gaîne lamelleuse, comme s'ils avaient découvert tous les faits, et sans tenir aucun compte de ceux qui les avaient précédés immédiatement. Du reste, ils ont essayé de se garantir de toute revendication de cette nature dans la phrase suivante de leur mémoire, qui, je crois, me concerne et qu'en tout cas je crois devoir m'appliquer :

« Dans le cas où, pendant la rédaction de notre travail, il aurait été publié une découverte sur telle ou telle partie de notre sujet si étendu, nous ne soulèverons aucune de ces questions de priorité, si peu utiles et si peu profitables à la science[1] ».

En voilà assez sur une question qui, je suis de l'avis de MM. Key et Retzius, n'a pas un grand intérêt scientifique ; mais cependant je devais vous indiquer ces circonstances historiques, et cela pour deux motifs. D'une part, il est dur de se voir enlever le fruit de ses recherches, surtout quand elles ont nécessité un long travail et une grande patience, comme c'est le cas pour le sujet si complexe dont il s'agit ici. En second lieu, comme je n'ai pas pu rendre compte des recherches des auteurs suédois, mon travail ayant paru avant le leur, si je laissais s'accréditer l'opinion que mes recherches sont postérieures, on pourrait croire que je suis leur plagiaire et que je les ai copiés sans les citer. Je devais donc, pour mon honneur, et bien que ce point n'ait pas d'importance scientifique, élucider ici cette question personnelle.

Cela étant dit, je vais reprendre l'étude des faits que j'ai

[1] « Es kann indessen während solcher anhaltenden und umfassenden Arbeiten nicht vermieden werden. dass ein oder anderes Detail des weitlaüfigen Gegenstandes während der Zeit von andern Verfassern berührt wird, eine oder andere Entdeckung geschieht und veröffentlicht wird; wir werden in solchen Fällen in wenig nützliche und der Wissenschaft nicht rühmliche Prioritätsstreitigkeiten nicht eingehen. » (Axel Key et G. Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystemes. *Arch. f. micr. Anat.*, 1873, p. 309.)

observés en y ajoutant le résultat de mes recherches récentes. J'indiquerai, chemin faisant, les points par lesquels les observations des auteurs suédois diffèrent des miennes.

La gaîne lamelleuse des faisceaux nerveux, à une observation même très-superficielle, sur des coupes transversales des nerfs colorés au carmin par un des procédés que je vous ai indiqués, paraît constituée par des couches concentriques emboîtées. Il est évident pour moi que, si le micrographe français que j'ai cité avait fait des coupes transversales des nerfs après n'importe quelle méthode de durcissement, même après dessiccation, il aurait reconnu, en les examinant, la constitution lamelleuse de cette gaîne, et il n'aurait jamais pu écrire qu'elle est homogène, anhiste et légèrement granuleuse.

A propos de cette gaîne, nous aurons à nous poser plusieurs questions :

Quel est le nombre des lamelles qui composent l'enveloppe des faisceaux nerveux? Quelle est la structure de ces lamelles? Quels rapports ont-elles les unes avec les autres?

Nous pourrons résoudre le premier problème, celui du nombre des lamelles constitutives, en faisant l'examen de préparations qui nous permettront aussi d'acquérir quelques notions sur leur structure.

Parmi les méthodes à employer, je vais en choisir quelques-unes des meilleures pour vous les indiquer ici. Celle qui donne les résultats les plus frappants est la suivante :

Un nerf sciatique de chien ou de lapin étant isolé à l'état frais et régulièrement tendu, on y injecte avec une seringue hypodermique munie d'une canule en or un mélange d'une partie d'une solution de nitrate d'argent à 1 pour

100 avec deux parties de gélatine. La gélatine doit être ramollie d'abord dans l'eau distillée, puis fondue au bain-marie. La solution d'argent y est versée ; le mélange est liquide à 55°, et on l'injecte à cette température. L'injection doit être pratiquée, non pas dans l'épaisseur d'un faisceau, mais dans le tissu conjonctif qui unit et sépare les différents faisceaux. En poussant le piston de la seringue, vous verrez la masse gélatineuse se répandre, envelopper les faisceaux nerveux, courir le long du nerf et enfin s'arrêter après lui avoir formé une sorte de manchon plus ou moins cylindrique. Dans notre prochaine leçon, quand je vous parlerai du tissu conjonctif périfasciculaire, je vous expliquerai pourquoi l'injection pratiquée avec la seringue hypodermique ne détermine pas ici une boule, comme dans le tissu conjonctif sous-cutané, mais un manchon allongé.

Quand la masse est solidifiée, le segment de nerf est enlevé et plongé pendant vingt-quatre heures dans l'alcool. Il est alors suffisamment durci pour que l'on puisse y pratiquer des coupes transversales que l'on place d'abord dans l'eau pour les faire gonfler et que l'on monte ensuite en préparations persistantes dans la glycérine.

Sur ces coupes, la gaîne lamelleuse paraît constituée par une série de lames séparées les unes des autres par des lignes granuleuses noires souvent irrégulières. Je vous dirai de suite que ces lignes noires sont formées par le dépôt d'argent dans les cellules endothéliales. Nous avons vu (p. 171), en examinant les nerfs thoraciques du rat imprégnés à l'argent, que non-seulement le ciment intercellulaire réduit avec rapidité le sel d'argent, mais encore que les lames cellulaires elles-mêmes s'en emparent avec une avidité toute spéciale et le fixent sous forme de taches ou de grains noirâtres dont on voit leur surface parsemée. L'ensemble de ces grains produit les lignes noires dont nous parlons en ce moment,

et grâce auxquelles nous pourrons compter le nombre des lamelles.

En faisant cette observation, nous verrons d'abord que les gaînes ne sont pas toutes constituées par un même nombre de lamelles; ce nombre est d'autant plus grand que le nerf est plus volumineux, sans qu'il y ait cependant à cet égard une proportion constante. Le nombre des lamelles n'est pas toujours le même sur toute la circonférence d'un même faisceau; ce fait est en rapport avec certains détails sur lesquels j'aurai l'occasion de revenir.

Voici un chiffre qui vous donnera une idée approximative de la quantité de lamelles qui peuvent exister autour d'un faisceau nerveux. Sur le gros faisceau du nerf sciatique du chien, nous en comptons généralement dix, douze et jusqu'à quatorze. Par conséquent, si nous donnions à ces lamelles, dont chacune est l'équivalent de la gaîne de Henle, le nom de périnèvre (car ces deux noms sont synonymes), nous aurions ici dix, douze, quatorze périnèvres.

Chez le lapin, les gaînes sont beaucoup moins nombreuses, plus minces et plus extensibles; les injections y pénètrent beaucoup plus facilement en les écartant les unes des autres. Lorsque la masse a été solidifiée par l'alcool, les lamelles restent écartées, comme par exemple dans ce dessin (fig. 12) qui représente la coupe transversale du gros faisceau du nerf sciatique du lapin. Vous voyez qu'ici les lamelles sont trop minces pour qu'il soit aisé, par ce procédé, d'en distinguer la structure.

Une autre méthode qui vous donnera également de bons résultats pour l'appréciation du nombre des lamelles consiste à pratiquer des coupes transversales après durcissement dans l'acide osmique. Je vous conseille de choisir pour l'appliquer le nerf pneumogastrique du chien; vous éviterez ainsi d'avoir recours à la gomme pour compléter le dur-

cissement. En effet, comme nous l'avons reconnu (p. 140), grâce au grand nombre de fibres de Remak que contient ce nerf, il suffit d'une immersion de quelques heures dans l'alcool après l'action de l'acide osmique pour lui donner une consistance convenable.

Les coupes sont lavées à l'eau et colorées à la purpurine. Ce réactif a l'avantage de ne teindre que très-faiblement le tissu conjonctif; aussi les lamelles ne sont-elles pas colorées,

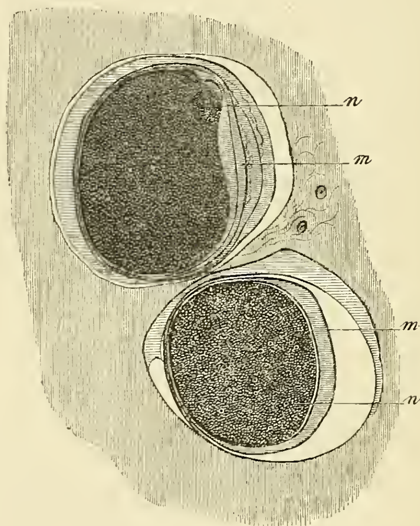


Fig. 12. — Coupe transversale du nerf sciatique du lapin. — La gaîne lamelleuse des faisceaux a été dissociée par une injection de gélatine additionnée de nitrate d'argent. — *n*, nerf; *m*, une des membranes de la gaîne lamelleuse.

tandis que les noyaux se distinguent très-nettement (fig. 9, pl. II). Grâce à ces noyaux qui occupent les stries comprises entre les lames, il est facile d'en faire la numération.

On peut aussi compter les lames de la gaîne des faisceaux nerveux sur des coupes faites après le durcissement des nerfs, obtenu par la dessiccation ou par l'action

successive de l'acide picrique ou de l'alcool, de la gomme et de l'alcool, pourvu qu'elles soient ensuite colorées au picro-carminate, traitées par l'acide acétique et conservées dans la glycérine additionnée d'acide formique.

En les examinant, on constate que, sous l'influence de l'acide, une portion de la substance des lamelles de la gaîne s'est décolorée, tandis que l'autre portion est restée d'une couleur rouge intense (fig. 4 et 5. Pl. III). La portion décolorée correspond au corps de la lame; la portion rouge correspond au revêtement cellulaire de sa surface et aux noyaux qui y sont compris. Il y a encore à observer dans ces préparations d'autres détails sur lesquels je reviendrai. Ici, m'occupant surtout du nombre des lamelles, je vous ferai remarquer qu'après l'action du carmin et des acides la numération en est facile, parce que les lamelles ont subi un gonflement et se sont écartées les unes des autres.

J'arrive à la seconde question que nous nous sommes posée : quelle est la structure de ces lamelles?

Les méthodes que nous avons indiquées jusqu'ici nous permettent déjà d'acquérir quelques notions à ce sujet. Ainsi, vous venez de voir que l'on peut considérer à chaque lamelle deux parties : un stroma qui se gonfle sous l'influence de l'acide acétique et des cellules endothéliales appliquées à la surface de ce stroma.

Ces cellules endothéliales sont-elles en couche continue? Sur les petits nerfs imprégnés par les sels d'argent, nous avons vu, vous vous en souvenez, une ou deux couches endothéliales continues ; en imprégnant de la même façon de petits nerfs du chien ou de l'homme que nous éclaircirons ensuite, nous distinguerons, au lieu de deux couches seulement, un nombre considérable de réseaux endothéliaux;

le grand nombre de lignes noires qui s'entrecroisent donne lieu, il est vrai, à une telle intrication qu'il est impossible de compter les couches et de les distinguer les unes des autres ; mais l'analogie nous autorise à soutenir qu'elles sont toutes continues.

L'action de l'acide acétique sur des coupes faites après dessiccation ou après durcissement dans l'alcool, l'acide picrique, etc., nous permet de reconnaître certaines dispositions qui ne manquent pas d'intérêt et qui sont figurées sur ce dessin représentant l'une des préparations disposées sous ces microscopes (fig. 4. Pl. III).

Entre les lames, qui sont à peu près incolores, se montrent des lignes rouges, dans lesquelles sont compris des noyaux. Dans les portions claires vous remarquerez, en outre, des cercles ou des ellipses plus ou moins allongés, limités également par des lignes rouges. J'y reviendrai quand nous aurons examiné les résultats des autres méthodes que j'ai encore à vous indiquer.

Ces méthodes consistent à dissocier la gaîne lamelleuse en lambeaux assez minces pour pouvoir en étudier les parties constitutives. Voici, par exemple, un nerf volumineux, le sciatique du chien, qui a séjourné pendant plusieurs mois dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100. Ce segment de nerf étant placé dans un baquet plein d'eau, nous isolons, à l'aide de deux pinces, le gros faisceau nerveux. Il reste autour de lui, outre la gaîne lamelleuse, une certaine quantité de tissu conjonctif périfasciculaire. Pour l'en débarrasser aussi complétement que possible, on le maintient au fond de l'eau à l'aide d'une pince, tandis qu'avec une seconde pince on saisit et on arrache, les uns après les autres, les faisceaux de tissu conjonctif.

Avec un peu d'habitude, et en sachant qu'ils ont une direction longitudinale, on arrive à les détacher tous et à

arrêter l'opération au moment où l'on a mis à nu la gaîne lamelleuse. Cette gaîne est fendue suivant la longueur du faisceau nerveux avec des ciseaux fins; ses bords sont rabattus, et les tubes nerveux en sont extraits à l'aide d'une aiguille ou d'une pince. La gaîne se présente alors sous la forme d'une petite membrane lisse, comme vernie, et assez semblable à de la baudruche gommée.

Cette membrane est beaucoup trop complexe pour qu'il soit possible, en l'examinant tout entière à plat, d'en faire l'analyse; il est dès lors indispensable de la diviser en lambeaux plus fins correspondant à une seule ou à un petit nombre de ses lamelles constitutives. A cet égard, je ne saurais vous donner de règles précises; il faut partir de la connaissance que l'on a de la membrane, savoir (comme nous le verrons plus tard) que les lamelles y sont unies les unes aux autres de manière à constituer une sorte de réseau membraneux, que dans ce réseau les unions transversales sont plus solides que les longitudinales, et qu'il est par conséquent plus facile de le rompre dans le sens de la longueur; il faut en outre y mettre beaucoup de patience, beaucoup de temps et beaucoup de soin.

Lorsque l'on a isolé des lambeaux suffisamment fins, on y laisse tomber une ou deux gouttes d'une solution convenablement préparée d'hématoxyline (formule de Boehmer); quelques minutes après on lave à l'eau, et l'on examine dans la glycérine. L'observation doit porter en premier lieu sur les bords des lambeaux, aux endroits où la lamelle, étant pour ainsi dire effeuillée, est réduite à une seule couche. Vous y remarquerez des noyaux fortement colorés, irrégulièrement ovalaires, de dimension variable, et présentant un nucléole très-distinct. En les examinant avec soin, vous reconnaîtrez qu'ils sont compris dans une lame mince, légèrement bleuâtre, homogène et transparente.

Si vous rapprochez cette observation de celles que nous avons faites jusqu'ici, il vous sera facile de vous convaincre que cette lame n'est autre chose qu'un lambeau endothélial mince dont les cellules soudées intimement les unes aux autres sont restées unies malgré la dissociation. C'est à cause de cette difficulté d'isoler les cellules que l'on considérait autrefois ces sortes de membranes comme des épithéliums continus parsemés de noyaux (épithélium nucléaire de Robin). Depuis que l'on a décelé les limites des cellules par l'imprégnation d'argent, les épithéliums de ce genre ont entièrement disparu des descriptions classiques.

Le lambeau endothélial que nous observons ainsi, et dont nous ne saurions distinguer les limites cellulaires avec la méthode que nous venons d'appliquer, présente des plis, sur lesquels on pourrait déterminer son épaisseur. Je ne l'ai pas mesurée, mais elle me paraît à peine supérieure à 1 millième de millimètre.

Dans le point où vous pourrez l'observer, la membrane endothéliale est complétement isolée ; mais dans la plus grande étendue de la préparation, elle repose sur un stroma connectif. Elle présente une fine structure en rapport avec ce stroma ; je vous en parlerai dans ma prochaine leçon.

TREIZIÈME LEÇON

(23 JANVIER 1877)

Tissu conjonctif des nerfs. — Gaîne lamelleuse.

Structure des lamelles. — Endothélium et stroma. — Le stroma est constitué par un treillis de fibres conjonctives fines. — Empreinte de ce treillis sur la lame endothéliale. — Comparaison de cette empreinte avec celle que l'on observe sur les cellules pigmentées de la choroïde. — Une empreinte semblable se produit partout où des cellules molles recouvrent une lame fibrillaire.

Étude des lamelles après fixation du faisceau nerveux par l'acide osmique, dissociation de la gaîne et coloration des lambeaux par le rouge d'aniline. — Différence de constitution des lamelles suivant leur profondeur. Les plus superficielles sont formées par les faisceaux conjonctifs les plus épais. — Fenêtres qui se montrent dans les lames les plus externes. Leur analogie avec les trous du mésentère de la grenouille ou du grand épiploon du lapin.

Tissu élastique des lamelles. Son étude dans la gaîne du pneumogastrique du chien après macération dans l'acide chromique. — Grains, fibres et plaques élastiques.

Les lamelles ont-elles un endothélium sur chaque face? Probabilité de ce fait indiquée par le grand nombre des noyaux. — Observation directe de ce double endothélium dans les corpuscules de Pacini et dans la gaîne lamelleuse.

Texture de la gaîne lamelleuse. — Les lamelles sont-elles indépendantes? Leur réunion par des cloisons, qui forment des piliers interrompus par des arcades. — Coupes longitudinales après injection interstitielle de gélatine argentée. — Coupes longitudinales sur la gaîne lamelleuse après dessiccation, colorées au picrocarminate et traitées par l'acide acétique. Les lamelles sont anastomosées en un système de tentes.

MESSIEURS,

Dans la leçon précédente, après vous avoir exposé l'historique de la gaîne lamelleuse, j'en ai commencé la

description. Je vous ai indiqué les méthodes à employer pour compter les lamelles qui composent la gaîne ; puis nous avons abordé l'étude de la structure de ces lamelles constitutives. Vous avez vu comment on doit faire la dissociation de la gaîne d'un nerf durci par le bichromate d'ammoniaque, et comment il convient d'en colorer les parties minces avec l'hématoxyline. L'étude de préparations ainsi faites nous a montré que chaque lame constitutive de la gaîne présente au moins deux parties nettement distinctes : la lame endothéliale et le stroma sous-jacent. Je vous ai décrit l'endothélium, il me reste à vous parler du stroma et de ses rapports avec la couche endothéliale.

L'hématoxyline, en solution alunée fortement colorée, comme il convient en général de l'employer, permet d'acquérir de bonnes notions sur le stroma. Elle colore les faisceaux de tissu conjonctif moins fortement que les noyaux de la lame endothéliale, mais assez pour permettre de reconnaître nettement la disposition, le volume et les rapports des fibres connectives. Vous avez constaté que ces fibres sont très-fines et qu'elles sont entrecroisées de manière à former un treillis qui limite des figures irrégulières. Ce treillis est en rapport immédiat avec les cellules.

C'est ici le cas de vous parler d'une disposition particulière des cellules endothéliales, que vous apprécierez exactement sur les préparations disposées aujourd'hui devant vous. Ces cellules ou les lames cellulaires qu'elles composent présentent des stries très-fines entrecoupées, plus claires ou plutôt moins colorées que le fond de la cellule elle-même. Cela indique ou bien que dans ces cellules certaines régions se colorent moins fortement que d'autres, ou bien, si la substance de la cellule se colore uniformément, qu'il

y a au niveau de ces stries une épaisseur moins considérable de cette substance.

J'aurais de la peine à prendre un parti entre ces deux hypothèses, si nous ne possédions un objet qui nous donne des indications très-précieuses sur la manière dont les stries de ce genre se produisent ; je veux parler des cellules pigmentées de la choroïde.

Chez l'homme, ces cellules, fortement pigmentées et très-ramifiées, ne sont pas commodes à observer ; il est difficile même de reconnaître qu'elles sont plates : mais chez le chien, chez le chat et chez un certain nombre d'autres animaux, la choroïde présente des cellules connectives étendues, régulières, sans prolongements ou avec des prolongements très-peu marqués, et qui sont pigmentées plus légèrement, de manière à présenter seulement une coloration brune. Ces cellules, disposées en une seule couche, diffèrent des cellules endothéliales en ce qu'elles ne se touchent pas, mais sont à une certaine distance les unes des autres. De cette façon on peut apercevoir, entre elles, le stroma sur lequel elles reposent, et qui est composé de fines fibrilles entrecroisées, analogues à celles qui forment le stroma des lamelles de la gaîne lamelleuse.

J'ai disposé sous un de ces microscopes une lame de la choroïde du chien. La préparation, conservée depuis plusieurs années dans la glycérine, a été faite en dissociant la choroïde après que l'œil avait séjourné plusieurs mois dans le liquide de Müller. Cette lame, comme toutes celles de la choroïde, est revêtue de deux couches cellulaires ; sur l'une des faces du stroma conjonctif, les cellules sont pigmentées et nettement visibles ; sur l'autre face au contraire, les cellules étant dépourvues de pigment, il vous sera difficile de les apercevoir.

Ne nous occupons que du revêtement cellulaire pigmenté.

Comme vous pouvez vous en assurer, le pigment rend superflu l'emploi de toute matière colorante et accuse parfaitement tous les détails des cellules.

En mettant l'objectif bien au point, vous verrez se dessiner sur leur surface des stries rectilignes claires dont la direction est continuée aux deux bords de la cellule par une fibrille de tissu conjonctif; ou bien, si vous préférez faire

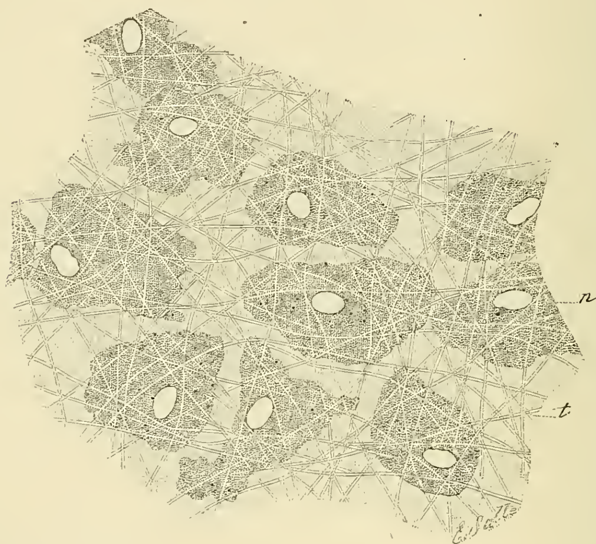


Fig. 15. — Endothélium pigmenté de la choroïde, — *n*, noyaux des cellules pigmentaires; *t*, fibres de tissu conjonctif.

l'observation en sens inverse, suivez une des fibrilles de tissu conjonctif qui passent sous une cellule, vous remarquerez que sa direction est continuée par une strie claire traversant la cellule en ligne droite jusqu'à son autre bord, où vous retrouvez la fibrille de tissu conjonctif. Les stries claires qui sillonnent ainsi la surface des cellules ne sont donc autre chose que des dépressions correspondantes aux

fibres connectives, sur lesquelles leur substance, molle comme de la cire à demi fondue, s'est appliquée de manière à en prendre l'empreinte. Sur les points où les fibres se sont ainsi moulées dans la cellule, elles en ont diminué l'épaisseur. Il s'y trouve par conséquent un moins grand nombre de grains de pigment, ce qui détermine l'apparition d'une ligne plus claire.

Les stries que nous observons sur les cellules de la gaîne lamelleuse sont dues à une cause analogue. Comme vous avez pu le voir, ces cellules reposent sur un stroma fibrillaire en forme de treillis. Elles prennent donc l'empreinte des fibrilles de ce stroma, et, partout où ces fibrilles se moulent dans leur substance, elles ont une épaisseur moins considérable. Il suit de là que, lorsque ces lames cellulaires, après avoir été isolées de leur stroma, seront soumises à la coloration, leurs parties moins épaisses seront moins colorées et se montreront sous la forme de stries claires tranchant sur le fond de la cellule.

C'est là un point de détail, du moins pour la gaîne lamelleuse; mais j'y ai insisté, parce qu'il a une portée très-générale. Toutes les fois en effet que des cellules plates, molles, sont ainsi disposées sur un treillis de fibres connectives, elles en prennent et elles en gardent l'empreinte. C'est un fait qu'il faut toujours avoir présent à l'esprit, quand on discute sur les formes et les aspects que présentent les cellules plates du tissu conjonctif.

J'insisterai encore sur un autre point, à propos de cette observation. Les noyaux des cellules endothéliales sont plus épais que le corps même de la cellule, et dès lors, comme ils ne font pas une saillie considérable à sa surface, il faut que le stroma soit creusé d'une fossette à leur niveau pour les loger.

Ces fossettes existent en effet. Lorsque, par les hasards de

la dissociation, un noyau a été chassé de sa position, on remarque à sa place dans le tissu conjonctif une dépression en forme de logette.

Une autre méthode, que je vous recommande pour l'examen de la gaîne lamelleuse, consiste à fixer les nerfs par le moyen de l'acide osmique. Après l'action de ce réactif, les faisceaux connectifs périfasciculaires ayant été enlevés comme je vous l'ai indiqué dans ma dernière leçon, la gaîne lamelleuse est fendue dans sa longueur, et les tubes nerveux en sont extraits à l'aide de la pince et des aiguilles. Ainsi isolée, cette gaîne présente une teinte brune, notablement moins foncée que celle du nerf, mais plus foncée cependant que celle du tissu conjonctif ordinaire traité par l'acide osmique. Elle doit être ensuite dissociée en lamelles suivant les indications que je vous ai également données dans la dernière leçon. Les lambeaux minces que l'on en obtient ainsi sont étalés sur la lame de verre et colorés par une solution de rouge d'aniline dans l'eau ou dans l'alcool au tiers. Une fois la coloration produite, la préparation est lavée à l'eau pour chasser l'excès de la matière colorante, et montée dans la glycérine.

La plupart des faits dont je vais maintenant vous entretenir peuvent être observés également sur les gaînes traitées par le bichromate d'ammoniaque et colorées par l'hématoxyline, mais, comme ils peuvent être mieux reconnus dans tous leurs détails au moyen de ce dernier procédé, j'en ai réservé la description jusqu'à maintenant.

Il est un premier point sur lequel je dois attirer votre attention : c'est la différence de constitution des lamelles de la gaîne suivant leur profondeur. En effet, les lamelles superficielles n'ont pas la même structure que les lamelles moyennes, et celles-ci diffèrent à leur tour des la-

melles profondes. Elles sont toutes, il est vrai, composées des mêmes éléments, et ces éléments sont arrangés de la même façon; mais leur volume et leur nombre diffèrent suivant les couches que l'on considère. Ainsi, les faisceaux de tissu conjonctif, qui ont dans les lamelles superficielles un volume assez notable, deviennent de moins en moins épais dans les couches plus profondes. La coloration au rouge d'aniline permet de reconnaître à la surface des différentes lames, aussi bien que dans leur épaisseur, un réseau élastique. Ce réseau, composé de fibres très-fines formant des mailles très-étroites dans les couches profondes, est au contraire constitué dans les superficielles par des fibres plus volumineuses et des mailles plus larges.

Dans les lames les plus externes de la gaîne lamelleuse, on remarque des perforations, des pertes de substance, ou, pour parler plus exactement (car à proprement dire il n'y a pas de perte de substance), des fenêtres rondes ou ovalaires. Vous reconnaîtrez cette disposition sur une des préparations que j'ai disposées devant vous et où j'ai mis sous l'objectif une des lames externes de la gaîne, isolée par dissociation. Cette lame présente en certains points des trous tantôt simples, tantôt cloisonnés. Quelquefois ces fenêtres sont isolées; d'autres fois on en rencontre deux, trois, quatre ou plus, les unes à côté des autres.

Comme la préparation a été colorée par le rouge d'aniline, vous distinguerez les noyaux des cellules (je dois vous avertir que cette coloration s'affaiblit rapidement, et que l'observation dont je vais vous parler doit se faire sur des préparations récentes). Ces noyaux se présentent, les uns de face, les autres de profil; parmi ces derniers, il en est qui se montrent sur le rebord d'une des fenêtres ou d'un des trous dont je viens de vous parler. Cette observation vous conduit à reconnaître qu'à leur ni-

veau, l'endothélium de l'une des faces de la lame se replie pour aller gagner l'autre face.

Cette disposition fenêtrée, que vous pourrez être surpris de rencontrer ici, est commune dans le système conjonctif. Les membranes, qui en sont une dépendance, présentent très-souvent des ouvertures de ce genre qui font communiquer leurs deux faces. C'est ainsi que dans le mésentère de la grenouille, par exemple, il y a de ces sortes de



Fig. 14. — Mésentère de la grenouille, coloré au picrocarminate et traité au pinceau. — 120 diam.

fenêtres, tantôt simples, tantôt cloisonnées, comme celles qui sont figurées dans les dessins que je vous montre ici.

Le grand épiploon du lapin présente des fenêtres semblables ; on en rencontre également en assez grand nombre dans son repli mésopéricardique. Dans le grand épiploon du rat, du cochon d'Inde, du chien, de l'homme, etc., les fenêtres occupent un espace beaucoup plus considé-

rable, et ne sont plus séparées que par des travées plus ou moins larges.

Les lames de la gaîne lamelleuse des nerfs sont donc des membranes de tissu connectif tapissées d'endothélium, et comparables en tous points aux membranes conjonctives des autres parties de l'organisme, comme le mésentère, le grand épiploon, etc., avec cette différence que dans ces dernières il existe des cellules qui appartiennent au stroma, tandis que, dans les lames de la gaîne des nerfs, le stroma connectif ne possède pas d'éléments cellulaires dans son intérieur.

Je dois vous parler maintenant des fibres élastiques qui existent dans la gaîne lamelleuse. Pour les étudier, je vous recommande la macération du nerf dans l'acide chromique, car c'est avec ce réactif que l'on obtient les meilleurs résultats. Après son action, la dissociation de la gaîne se fait assez facilement, et la coloration au picrocarminate réussit bien, si toutefois le séjour de la pièce dans l'acide chromique n'a pas duré plus d'une semaine. Si vous examinez, sur une préparation de ce genre, une des lamelles les plus internes du nerf pneumogastrique du chien, par exemple, vous verrez des corps qui, au premier abord, vous paraîtront de forme extraordinaire. Ce sont des espèces de plaques à contours irréguliers, présentant à leur centre des trous, et émettant à leur périphérie des prolongements fibrillaires. Ces prolongements sont le plus souvent moniliformes et semblent se continuer par des grains disposés en série ou en chapelet. Des grains semblables, dont le diamètre est fort variable, sont aussi quelquefois disposés irrégulièrement sur les bords des plaques ou dans leur voisinage.

Les grains, les fibres et les plaques que vous observerez sur la préparation que je mets sous vos yeux sont consti-

tués par une même substance; ils ont les mêmes caractères optiques, une grande réfringence, et possèdent les mêmes réactions microchimiques. Ils sont insolubles dans les acides, insolubles aussi dans les solutions de soude et de potasse à 40 pour 100, et même dans les solutions moins concentrées. (Je dis *même* dans les solutions moins concentrées, car, comme Moleschott l'a établi, les solutions étendues de ces alcalis ont sur les éléments une action dissolvante beaucoup plus énergique que les solutions très-concentrées.) Ils se colorent en jaune par l'acide picrique, etc.



Fig. 15. — Lame la plus interne de la gaîne lamelleuse du nerf pneumogastrique du chien adulte, séparée après macération prolongée dans une solution d'acide chromique à 2 pour 1000. — P, plaque élastique; *g*, grain élastique; *v*, substance intermédiaire; *r*, fibre composée de grains; *fc*, faisceau conjonctif. — 400 diamètres.

Ces grains, ces fibres et ces plaques sont des grains, des fibres et des plaques élastiques. Je ne m'étendrai pas davantage ici sur la morphologie du tissu élastique, malgré l'intérêt qu'elle présente, parce qu'une digression plus

longue m'éloignerait trop de mon sujet, et je me contenterai de vous signaler deux points dans l'observation que nous venons de faire. Le premier, c'est que le tissu élastique peut se présenter sous ces trois formes, de plaques, de grains et de fibres. Le second, c'est que ce tissu est une formation péricellulaire ou extracellulaire, c'est-à-dire qu'il se développe en dehors des cellules.

Il se présente maintenant une question que nous avons déjà traitée partiellement, mais sur laquelle nous devons revenir pour la discuter à fond. Les lames de la gaîne des nerfs sont-elles recouvertes d'endothélium sur leurs deux faces, ou présentent-elles, au contraire, une face nue et une face revêtue?

Pour les corpuscules de Pacini, que nous étudierons plus tard, et qui présentent, comme nous avons déjà eu l'occasion de vous le dire, une enveloppe lamellaire analogue à celle des faisceaux nerveux, on admet que les lames de cette enveloppe ne sont revêtues d'endothélium que sur une de leurs faces seulement. Si le fait était vrai, l'analogie porterait naturellement à conclure qu'il en est de même dans la gaîne lamelleuse, et qu'une seule face des lamelles a un revêtement cellulaire.

Il faut donc d'abord élucider la question de savoir si les couches emboîtantes qui composent les corpuscules de Pacini sont revêtues d'endothélium sur une seule de leurs faces ou sur les deux.

Sur de bonnes préparations bien colorées, il est facile de se convaincre que chacune des lames ou des couches constitutives de ces corpuscules est revêtue d'endothélium sur ses deux faces. Je vous indiquerai les méthodes qu'il faut employer pour faire ces préparations, lorsque nous

nous occuperons des corpuscules de Pacini. Qu'il me suffise aujourd'hui de vous en montrer une sur laquelle vous pourrez vous convaincre de ce que j'avance. En examinant les lignes concentriques rouges qui, sur la coupe transversale du corps de Pacini disposée sous ce microscope, séparent les différentes couches de l'enveloppe et qui représentent le revêtement endothélial, vous remarquerez que les noyaux que l'on y distingue sont en nombre considérable. Or, les cellules endothéliales des corps de Pacini sont très-étendues, et elles ne possèdent chacune qu'un seul noyau. Possédant cette notion, vous pourrez reconnaître, même à une observation superficielle, que le nombre des noyaux serait beaucoup trop considérable si chacune des lames ne possédait qu'une seule couche de revêtement.

Vous remarquerez encore que, dans une des lignes faiblement colorées en rouge comprises entre les lames de l'organe, il existe souvent deux noyaux tout à fait voisins l'un de l'autre. Ces noyaux appartiennent évidemment chacun à une cellule, et dès lors on doit conclure qu'en ce point il y a deux cellules superposées, l'une appartenant à la face interne de l'une des lames, l'autre à la face externe de la lame sous-jacente.

Mais, pour résoudre ce problème, il n'est pas nécessaire d'avoir recours à l'induction, car il nous est possible d'observer directement les lames endothéliales qui appartiennent à chacune des lamelles. En effet, sur cette autre préparation, nous avons pu écarter une des lames de sa voisine sur une certaine longueur, de telle sorte qu'elles laissent entre elles un espace qui est rempli par le liquide additionnel. Chacune des lames conjonctives qui bordent cet espace possède un revêtement endothélial distinct. La question est donc résolue pour les corpuscules de Pacini. Il faut abandonner l'opinion généralement admise, et dire aujourd'hui que deux

lames contiguës de l'enveloppe possèdent chacune un revêtement endothélial, et qu'elles sont dès lors séparées par une sorte de cavité séreuse.

Sur les lames de la gaîne lamelleuse, nous pouvons faire des observations absolument semblables à celles que nous venons de vous donner en détail pour le corpuscule de Pacini. Ici aussi, sur des coupes transversales, nous voyons les lignes qui représentent l'endothélium contenir un nombre de noyaux plus considérable que celui qui correspondrait à une seule couche de cellules. Nous observons de même des noyaux très-voisins l'un de l'autre. Enfin, vous remarquerez, sur une des préparations que je vous soumets, deux lames écartées l'une de l'autre (ce que l'on ne peut obtenir du reste que par un heureux hasard), et qui sont tapissées toutes les deux d'endothélium sur leur face libre.

La démonstration est donc complète, et nous devons en effet regarder tous les espaces interlamellaires comme des espaces séreux.

Vous voyez combien ces observations confirment l'opinion qu'exprimait en 1855 M. Cruveilhier. Les considérations d'anatomie générale qui lui avaient fait assimiler la gaîne lamelleuse aux membranes séreuses se trouvent justifiées aujourd'hui; ce qui caractérise en effet les séreuses, c'est le fait qu'elles sont recouvertes d'endothélium, et c'est pour cela que nous rapprochons dans un même groupe les cavités séreuses (plèvre, péritoine, etc.), les vaisseaux lymphatiques et les vaisseaux sanguins. Nous pourrons désormais y ajouter les corpuscules de Pacini et les gaînes lamelleuses des nerfs.

Après avoir ainsi examiné en détail la structure des lamelles, il nous reste à étudier leurs rapports ou, en d'autres

termes, la texture de la gaîne lamelleuse. A ce sujet, plusieurs questions doivent être posées ; la première est celle-ci : les lamelles qui constituent la gaîne sont-elles indépendantes les unes des autres et simplement disposées comme des tubes emboîtés, ou sont-elles au contraire soudées entre elles dans certains points ou reliées par des cloisons ?

La difficulté de la dissociation nous a déjà prouvé que les lamelles ne sont pas entièrement indépendantes. Nous acquerrons les premières notions à ce sujet en séparant les lamelles après que le nerf aura été durci dans le bichromate d'ammoniaque, et en les colorant par l'hématoxyline. En effet, si, en suivant ce procédé, on a enlevé trois ou quatre lamelles moyennes ou internes de la gaîne, et que l'on ait réussi à les bien colorer, en les examinant au microscope, on distingue en même temps les noyaux qui sont à la surface et ceux que l'on voit par transparence entre deux lames. Ces noyaux vont nous servir à nous orienter dans l'étude de la préparation. Dans cette lame de tissu vous verrez des parties plus claires se détacher sur le fond plus sombre. En les observant attentivement, vous reconnaîtrez que ce sont des lacunes de la lame superficielle, à travers lesquelles s'aperçoit directement la lame sous-jacente. Ces lacunes, assez rapprochées les unes des autres, ont généralement la forme d'arcades ogivales, et elles sont séparées par des piliers plus ou moins larges. Ces piliers, comme le reste de la lame superficielle, sont revêtus d'endothélium, et assez souvent on peut apercevoir sur leur bord des noyaux endothéliaux vus de profil, ce qui démontre que les cellules qui leur correspondent se recourbent autour du pilier, et permet d'affirmer que le revêtement endothélial, après avoir tapissé la face supérieure de la première lamelle, se replie sur les bords des arcades pour aller tapisser sa face profonde.

Cette observation, qui confirme ce que nous avons dit des espaces séreux existant entre les lamelles, ne nous indique pas suffisamment comment elles sont reliées les unes aux autres. Pour le reconnaître, il faut employer d'autres méthodes. Je vais vous en indiquer deux, que je considère comme les meilleures, et d'après lesquelles sont faites les préparations que vous examinerez à la fin de la leçon.

La première consiste à injecter, dans le tissu conjonctif du nerf, de la gélatine additionnée de nitrate d'argent, d'après le procédé que nous avons indiqué plus haut (p. 189), et, après avoir obtenu le durcissement par un séjour de vingt-quatre heures dans l'alcool, à pratiquer des coupes longitudinales. Ces coupes doivent passer par l'axe du nerf, s'il est composé d'un faisceau unique, ou, s'il y a plusieurs faisceaux, par l'axe d'un de ces faisceaux. Elles sont placées quelques minutes dans l'eau, puis dissociées sur la lame de verre, recouvertes de la lamelle et conservées dans la glycérine.

Je soumets ici à votre observation des lamelles dissociées par ce procédé et provenant de la gaîne lamelleuse du gros faisceau du nerf sciatique du chien. Vous voyez qu'elles forment des lambeaux allongés, réunis ensemble à leurs extrémités par des soudures transversales, d'une manière assez compliquée pour défier toute description, et qui ne peut guère être rendue que par un dessin ou par un schéma. Toutes ces lames sont noirâtres par suite du dépôt d'argent sur le ciment intercellulaire et sur les cellules endothéliales elles-mêmes, car l'endothélium de la gaîne a, dans les gros nerfs, la même affinité pour l'argent que celui de la gaîne de Henle.

La seconde méthode consiste à soumettre le nerf à la dessiccation et à y pratiquer des coupes longitudinales suivant son axe. Après avoir placé la coupe dans l'eau, qui l'imbibe d'abord et détermine ensuite le gonflement du

tissu, on la colore au picrocarminate ; puis elle est lavée, traitée par l'acide acétique, et montée en préparation persistante dans la glycérine additionnée d'acide formique.

Sous l'influence de l'acide acétique, les parties connectives se gonflent et deviennent élastiques comme de la gélatine imbibée d'eau. Si nous appuyons avec une aiguille sur la lamelle, nous verrons les parties s'étendre, puis revenir sur elles-mêmes quand la compression aura cessé. Mais elles ne reviennent pas jusqu'à leur première position, et, si l'on répète plusieurs fois cette manœuvre, on peut arriver à dissocier ainsi par pression les lamelles de la gaîne et à obtenir des préparations qui sont au moins égales, pour la netteté, à celles que fournissent les injections interstitielles avec la gélatine argentée. La mince tranche longitudinale de la gaîne ainsi traitée montre ses différentes lamelles très-écartées les unes des autres, mais reliées par des bandes obliques, de manière que leur ensemble circonscrit des espaces losangiques ou irrégulièrement quadrilatères. Ces espaces ne sont autre chose que les fentes séreuses, démesurément agrandies dans le sens transversal par l'écartement des lamelles et dès lors facilement démontrables. Les anastomoses des lamelles dans le sens transversal sont parfaitement évidentes. D'autre part, nous avons reconnu sur les coupes transversales les anastomoses qu'elles possèdent dans le sens de la longueur. De ces deux observations réunies, nous devons conclure que ces lamelles sont anastomosées dans tous les sens et qu'elles forment ce que l'on pourrait appeler un système de tentes.

J'ajouterai, à propos des coupes longitudinales faites sur les nerfs desséchés, qu'à l'aide de ce procédé extrêmement simple, connu depuis plus de trente ans, on distingue d'une façon très-nette sur les tubes nerveux les étranglements annulaires et les noyaux des segments. On aurait

donc pu découvrir, par la seule application de cette méthode, la constitution du tube nerveux par des segments. Si cette découverte n'a pas été faite plus tôt, cela tient, comme je vous l'ai dit, à ce qu'il est extrêmement difficile de remarquer dans un tissu une disposition que l'on n'y soupçonne et que l'on n'y cherche pas.

Dans la prochaine leçon, j'étudierai les rapports de la gaîne lamelleuse avec le tissu conjonctif périfasciculaire.

QUATORZIÈME LEÇON

(25 JANVIER 1877)

Tissu conjonctif des nerfs.

Manière dont se comporte la gaîne lamelleuse au point de bifurcation d'un faisceau nerveux, ou au point de pénétration d'un vaisseau sanguin.

Tissu conjonctif périfasciculaire. — Analogie de ce tissu avec le tissu conjonctif lâche ou diffus. Les faisceaux connectifs y ont une direction générale longitudinale, ainsi que les mailles du réseau élastique et les traînées de cellules adipeuses. — A mesure qu'il se rapproche de la gaîne lamelleuse, il se dispose en forme de nattes ou de lames. — Généralité de cette disposition du tissu conjonctif autour de tous les organes qui y sont plongés et y subissent des déplacements (tendons et nerfs). — Différence de la gaîne lamelleuse et du tissu périfasciculaire chez l'animal nouveau-né et chez l'adulte.

Tissu conjonctif intrafasciculaire. — Sa distinction en lames intrafasciculaires et tissu intrafasciculaire proprement dit. — Les lames intrafasciculaires sont une dépendance de la gaîne lamelleuse. Manière dont elles se divisent et s'anastomosent dans le faisceau. — Cellules et fibres du tissu intrafasciculaire proprement dit. — Considérations sur l'origine et le développement de ce tissu.

Injections interstitielles dans les cordons nerveux. Critique des opinions de Bogros et de Cruveilhier. — Impossibilité d'employer le mercure pour les injections microscopiques. — Injections au bleu de Prusse additionné de gélatine.

Messieurs,

Nous avons examiné dans la dernière leçon la structure et les rapports des lames constituantes de la gaîne lamelleuse des nerfs. J'ai démontré que ces lamelles,

qui, au premier abord, paraissent simplement emboîtées les unes dans les autres, sont au contraire reliées entre elles par un système d'anastomoses très-compliqué. J'ai appelé ce système un système de tentes, parce qu'on le dirait formé par une série de toiles de tentes cousues les unes avec les autres, qui enclosent, lorsqu'on les considère après la dissociation, des espaces plus ou moins irréguliers. A l'état normal, ces lames sont comme des tentes repliées, c'est-à-dire qu'il n'y a plus entre elles que de minces fentes, les épithéliums de deux lames voisines s'adossant l'un à l'autre.

A propos de cette charpente, assez complexe, comme vous le voyez, nous avons encore à nous poser deux questions. La première a trait à la disposition que prennent les lamelles lorsqu'un tronc nerveux se bifurque, ou lorsqu'il émet des rameaux.

Nous savons déjà que, lorsqu'un petit nerf se bifurque, la gaîne de Henle qui l'enveloppe se bifurque également, comme le ferait un capillaire sanguin. Mais, pour les gros troncs nerveux, la question se pose autrement. Il s'agit de savoir comment se disposent les différentes lames engainantes par rapport aux rameaux nerveux émergents. Sur des coupes transversales, comme celle que je soumets à votre observation sous un de ces microscopes (fig. 5, Pl. III), vous constaterez un premier fait. Un peu au-dessus du point où doit se faire l'émission d'un rameau ou la séparation d'un faisceau nerveux en deux branches, il se produit dans l'intérieur de ce faisceau une cloison. Cette cloison, de plus en plus marquée à mesure que l'on approche du point même de la bifurcation, est formée par les lamelles les plus internes de la gaîne qui s'infléchissent et pénètrent dans le tronc nerveux pour le diviser en deux parties. Une coupe faite à ce niveau permet

d'observer deux faisceaux ayant une gaîne commune formée par les lamelles les plus externes du tronc d'origine et possédant en outre chacun une gaîne propre, composée des lamelles les plus internes de cette gaîne. A mesure que l'on examine des coupes plus voisines de la bifurcation, on y remarque un plus grand nombre de lamelles infléchies autour de chacun des faisceaux, jusqu'à ce qu'enfin il n'en reste plus pour former la gaîne commune. C'est à cet endroit que la bifurcation est apparente à l'extérieur et que les deux rameaux nerveux peuvent diverger.

Je reviendrai sur ces faits quand je vous parlerai de la signification morphologique de la gaîne lamelleuse; mais, avant de quitter ce sujet, je veux attirer votre attention sur une modification des faisceaux conjonctifs qui constituent les lamelles à l'endroit où les plus internes d'entre elles pénètrent dans le faisceau nerveux pour le séparer en deux. Sur une coupe transversale, entre les lamelles externes qui restent communes à tout le tronc nerveux et celles qui s'infléchissent de part et d'autre pour entrer dans son épaisseur, vous verrez un espace triangulaire occupé par une série de cercles (fig. 5, Pl. III). Ceux de ces cercles qui sont situés au milieu de l'espace sont arrondis et volumineux, tandis que ceux qui sont plus rapprochés des lamelles proprement dites sont plus petits et plus elliptiques. Ces cercles correspondent à la coupe transversale de faisceaux connectifs semblables à ceux qui entrent dans la constitution des lamelles et sur lesquels nous avons déjà attiré votre attention (p. 194).

J'arrive à la seconde question que nous devons nous poser. Je dois vous dire tout d'abord que la gaîne lamelleuse, que M. Robin appelle périnèvre, se laisse traverser, quoi qu'en ait dit cet anatomiste, par des vaisseaux sanguins. J'ajouterai que, dans les gros faisceaux nerveux, les vaisseaux

qui pénètrent à travers la gaîne ne sont pas seulement des vaisseaux microscopiques, mais même des artères et des veines visibles à l'œil nu. Je vous démontrerai ce fait dans la prochaine leçon, lorsque je vous parlerai des injections vasculaires des nerfs. Cela posé, nous devons nous demander comment se comporte la gaîne lamelleuse quand un vaisseau venant du tissu conjonctif périfasciculaire la traverse pour aller irriguer l'intérieur du faisceau nerveux. On pourrait croire *à priori* qu'il y a dans la gaîne un canal formé pour le recevoir. Il n'en est rien. Le vaisseau, qui pénètre toujours très-obliquement dans le nerf, est entouré lui-même d'un système lamelleux qui se confond dans la gaîne avec le système général des lamelles de cette dernière, en présentant du reste des dispositions de détail très-variées. Je n'insiste pas sur ces faits, qui seront beaucoup mieux compris lorsque nous aurons étudié le tissu conjonctif périfasciculaire et le tissu intrafasciculaire.

Commençons par l'analyse du tissu conjonctif périfasciculaire.

Si nous considérons ce tissu dans la partie la plus superficielle du nerf sciatique ou du nerf pneumogastrique, nous lui trouverons une structure semblable à celle du tissu conjonctif que j'ai appelé diffus. Les auteurs allemands appellent cette sorte de tissu : tissu conjonctif sans forme (*formlos*), parce qu'il n'a d'autre forme générale que celle des espaces qu'il remplit, et par opposition au tissu conjonctif formé (*geformt*) et que nous appellerons modelé, celui par exemple des membranes, des aponévroses ou des tendons. On lui a donné aussi le nom de tissu conjonctif lâche, ou tissu conjonctif fasciculé, mais je préfère aujourd'hui le nom de tissu conjonctif diffus, parce qu'il est plus en rap-

port avec sa disposition et la place qu'il occupe dans l'organisme. Pour revenir à notre sujet, le tissu périfasciculaire de la périphérie du nerf est donc du tissu conjonctif diffus, c'est-à-dire qu'il a la même structure que le tissu cellulaire des anatomistes français. On y rencontre des faisceaux connectifs, des fibres élastiques, des cellules connectives plates, des cellules adipeuses, et enfin des vaisseaux sanguins et des vaisseaux lymphatiques. Cependant il diffère du tissu conjonctif diffus ordinaire par certains points qu'il importe de noter. D'abord, au lieu d'être entre-croisés dans tous les sens, les faisceaux connectifs y ont une direction longitudinale. Le réseau élastique, dont les fibres sont d'un diamètre moyen, présente aussi ses mailles allongées dans le sens de l'axe du nerf. Enfin, les cellules adipeuses elles-mêmes sont disposées en petits groupes allongés, dont le grand diamètre est parallèle à la direction des cordons nerveux. Cette disposition des cellules adipeuses se reconnaît facilement sur des préparations des nerfs thoraciques du rat. Dans le tissu conjonctif qui entoure leur gaîne de Henle, vous observerez presque constamment des traînées allongées de ces cellules.

A mesure que l'on examine le tissu conjonctif dans des points plus voisins du faisceau nerveux (s'il s'agit du pneumogastrique du chien, du chat ou du lapin) ou de l'un des faisceaux nerveux (s'il s'agit du sciatique des mêmes animaux), ce tissu, tout en conservant ses caractères, prend peu à peu la forme de lames. Seulement, ces lames, au lieu d'être minces et constituées par un treillis de fibres fines comme celles de la gaîne lamelleuse, ne sont, comparativement à ces dernières, que des nattes grossières. Elles sont composées de faisceaux relativement épais et indépendants les uns des autres.

Vous pourrez constater ce fait sur cette préparation que

je soumets à votre examen et qui provient du nerf sciatique du chat. Voici comment elle a été obtenue : Un segment de ce nerf a été plongé à l'état d'extension dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100 où il a séjourné pendant plusieurs mois; puis nous l'avons soumis à l'action successive de la gomme et de l'alcool pour compléter le durcissement, et nous y avons pratiqué des coupes transversales. Après avoir été débarrassées de la gomme qu'elles contenaient par une macération de quelques heures dans l'eau, ces coupes ont été colorées à l'hématoxyline et lavées dans l'eau ; enfin, déshydratées au moyen de l'alcool, éclaircies par l'essence de girofle, elles ont été montées dans le baume du Canada. Au lieu de soutenir la lamelle de verre par des cales, comme on doit le faire lorsque l'on veut conserver à une coupe sa disposition normale, nous avons au contraire appuyé avec une aiguille sur cette lamelle, et exercé ainsi une certaine pression sur le tissu. Par suite de cette compression, les faisceaux conjonctifs disposés en lames qui constituent le tissu périfasciculaire se sont renversés et mis à plat, de telle sorte qu'au lieu d'en observer la tranche, comme s'ils étaient encore debout dans leur position normale autour de la gaîne lamelleuse, vous les voyez étalés comme les feuillets d'un livre ouvert, et rangés les uns à côté des autres. Comme ils sont vivement colorés par l'hématoxyline, vous pourrez facilement vous rendre compte de leur épaisseur et de leur constitution en forme de nattes.

Vous voyez donc que tout à fait à la périphérie du nerf le tissu conjonctif est diffus, analogue au tissu cellulaire souscutané, avec cette seule différence que ses fibres sont longitudinales; dans le voisinage des faisceaux nerveux, on le rencontre disposé en lames épaisses, puis enfin on arrive aux lames minces et délicates de la gaîne lamelleuse.

Avant d'envisager l'ensemble de ce tissu conjonctif, je dois

encore vous parler des faits que l'on constate sur une coupe transversale d'un nerf contenant un grand nombre de faisceaux, comme par exemple le nerf sciatique de l'homme. Vous savez en effet que ce nerf, qui est composé chez certains animaux (chien, chat, lapin) d'un gros faisceau accompagné de deux ou trois faisceaux plus petits, est au contraire constitué chez l'homme par la réunion d'un grand nombre de faisceaux. Examinons donc une coupe transversale du nerf sciatique de l'homme, ou plutôt du nerf sciatique d'un enfant ou d'un embryon. Ces derniers nerfs, en effet, tout en contenant le même nombre de faisceaux, sont beaucoup plus minces, ce qui nous permettra d'embrasser d'un seul coup d'œil dans le même champ du microscope tout l'ensemble du nerf. De plus les lamelles, étant en voie de formation chez l'embryon, se distingueront avec beaucoup de netteté. Ces coupes peuvent être faites après que le nerf aura séjourné une ou deux semaines dans la solution d'acide chromique à 2 pour 1000. Si le durcissement n'est pas suffisant, on le complétera par l'action de l'alcool (voy. p. 147).

Sur une coupe ainsi faite, colorée au carmin et montée dans le baume du Canada (fig. 1, Pl. III), nous observerons une série de petits faisceaux nerveux, chacun entouré de sa gaîne lamelleuse fortement colorée en rouge, et noyés dans du tissu conjonctif ordinaire dont les faisceaux sont coupés transversalement. Nous reconnaîtrons en outre que ces faisceaux nerveux sont reliés tantôt deux à deux, tantôt trois à trois par un cercle rouge, qui représente la section d'une membrane formée par des faisceaux de tissu conjonctif. Par conséquent, non-seulement chacun des faisceaux possède sa gaîne propre; mais l'ensemble tantôt de deux, tantôt de trois faisceaux, possède une gaîne commune emboîtant les gaînes propres.

Des différents faits que je viens de vous exposer, il résulte

que les lamelles de la gaîne lamelleuse ne constituent pas une forme organique à part, puisque entre elles et le tissu conjonctif périfasciculaire diffus nous trouvons tous les intermédiaires, et puisque d'autre part nous pouvons observer plusieurs systèmes de lamelles, les uns enveloppant un seul faisceau nerveux, les autres embrassant la réunion d'un certain nombre de faisceaux.

Il est donc impossible d'établir dans les nerfs une limite tranchée entre le tissu conjonctif diffus et le tissu conjonctif modelé, tel que celui qui forme la gaîne lamelleuse.

J'ajouterai même que, si nous nous plaçons à un point de vue très-général, nous devons reconnaître qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre le tissu conjonctif diffus et le tissu conjonctif modelé.

Le tissu conjonctif lâche ou diffus, en effet, prend la forme membraneuse au contact des organes qui y sont plongés et qui y éprouvent des mouvements. C'est ainsi, par exemple, que vous trouverez le tissu conjonctif disposé en gaînes membraneuses autour des tendons, qui, plus encore que les nerfs, subissent dans son sein des déplacements continuels. La transformation du tissu diffus en tissu lamelleux est déterminée par les mouvements mêmes des organes autour desquels nous voyons ces gaînes se produire. C'est une des raisons pour lesquelles, les comparant les unes aux autres, je les ai décrites dans leur ensemble comme une variété du tissu conjonctif modelé, sous le nom de tissu lamelleux ou engainant.

Je ne m'étendrai pas davantage sur ces considérations. Mais avant de quitter ce sujet je dois encore vous signaler un fait intéressant ; il consiste dans la différence que présente la gaîne lamelleuse chez l'embryon ou chez l'animal jeune et chez l'adulte. Si nous comparons la coupe transversale du sciatique d'un adulte à celle du scia-

tique d'un nouveau-né, nous constaterons dans les gaînes des faisceaux une différence très-considérable d'épaisseur. Nous pourrons noter aussi une différence remarquable de structure. Je soumets ici à votre observation deux coupes transversales, l'une du sciatique d'un chat nouveau-né, l'autre du sciatique d'un chat adulte, faites toutes deux après l'action du bichromate d'ammoniaque et colorées par le picrocarminate. Vous pourrez reconnaître aisément que, chez le nouveau-né, les gaînes lamelleuses sont formées par un nombre de lamelles beaucoup moins considérable que chez l'adulte. En revanche, les limites de chaque lame sont moins nettes chez le nouveau-né, les noyaux de l'endothélium y sont volumineux et ils se rapprochent de la forme sphérique. Chez l'adulte, au contraire, les noyaux se sont aplatis, les couches endothéliales sont devenues plus minces, et à la gaîne se sont ajoutées de nouvelles lamelles. L'observation dont nous parlons contribue encore à démontrer que la gaîne lamelleuse est le résultat d'une condensation du tissu conjonctif périorganique. Il convient même d'ajouter que cette condensation se continue pendant tout le développement de l'animal.

Occupons-nous maintenant du tissu conjonctif intrafasciculaire. Nous le distinguerons en lames intrafasciculaires et en tissu conjonctif intrafasciculaire proprement dit.

Je vous ai déjà parlé des lames intrafasciculaires à propos de la bifurcation des nerfs et de l'émission de rameaux nerveux. Vous avez vu qu'elles sont le résultat d'un dédoublement des lames les plus profondes de la gaîne lamelleuse. Mais, comme ces lames, composées de faisceaux, de fibres et de cellules, ne constituent pas des individualités organiques, les éléments dont elles sont formées pourront se dis-

perser à l'intérieur du faisceau, entre les fibres nerveuses, et la lame perdra peu à peu de son épaisseur à mesure que sa structure se simplifiera.

Il n'en est pas ainsi quand les lames intrafasciculaires sont destinées à former la cloison qui précède la bifurcation d'un faisceau nerveux. Dans ce cas, au contraire, elles passent d'un bord à l'autre de ce faisceau sans rien perdre de leur épaisseur. Mais, lorsque ces lames se sont détachées de la gaîne lamelleuse pour accompagner un rameau vasculaire entrant dans le faisceau nerveux, ce qui est le cas le plus fréquent, on les voit diminuer progressivement d'épaisseur à mesure qu'elles pénètrent plus profondément, se diviser et s'anastomoser avec d'autres, de manière à limiter dans l'intérieur de ce faisceau des départements plus ou moins nombreux. Généralement la division de ces lames est subordonnée au trajet des vaisseaux sanguins.

Je ne vous ai pas encore indiqué les méthodes au moyen desquelles on reconnaît les faits que je viens de vous décrire. Vous pourrez employer à cet effet tous les procédés de durcissement après lesquels il sera possible de colorer les coupes par le picrocarminate et d'obtenir leur gonflement par l'acide acétique. Ainsi la dessiccation, le durcissement par l'acide picrique, la gomme et l'alcool, ou par l'alcool, la gomme et l'alcool, etc., conviendront également.

La description que je viens de faire du tissu conjonctif intrafasciculaire vous montre que ce tissu peut très-bien être une dépendance de la gaîne lamelleuse et du tissu conjonctif périfasciculaire. En effet, non-seulement la gaîne lamelleuse envoie, dans l'intérieur des faisceaux, des cloisons qui deviennent de plus en plus fines par divisions successives et finissent, pour ainsi dire, par s'effeuiller et s'effiler en leurs éléments constitutifs; mais encore il part directement de sa lame la plus interne des membranes

aussi minces que celles qui résultent des subdivisions des cloisons intrafasciculaires. Il s'en sépare même des filaments isolés, analogues à ceux en lesquels les cloisons intrafasciculaires finissent par se résoudre. Cette considération porterait à croire que les cloisons intrafasciculaires et leurs dérivés forment tout l'ensemble du tissu intrafasciculaire.

Dans leur description de ce tissu intrafasciculaire, qu'ils appellent endonèvre, MM. Axel Key et Retzius ont négligé les fibrilles. Ils le décrivent comme constitué tout entier par de petites peaux (*Häutchen*) de petites membranes, généralement cellulaires et soudées entre elles par leurs prolongements[1]. Cette observation est exacte, mais elle est incomplète, car elle ne s'applique pas au tissu intrafasciculaire proprement dit, que je dois vous décrire maintenant.

Le tissu conjonctif intrafasciculaire proprement dit est constitué par des fibres et des cellules. Les fibres sont de petits faisceaux de tissu conjonctif sans mélange de fibres élastiques. Les cellules sont des cellules plates analogues à celles qui accompagnent généralement les faisceaux dans le tissu conjonctif ordinaire, sans compter les cellules lymphatiques, qui se rencontrent dans tout le tissu conjonctif diffus et sur lesquelles je reviendrai dans la prochaine leçon.

Il n'est pas besoin d'un mode de préparation spécial pour observer ce tissu conjonctif. Vous pourrez le reconnaître sur des nerfs dissociés après l'action des différents réactifs fixateurs que nous avons déjà indiqués, par exemple le bichromate d'ammoniaque, l'acide chromique, l'acide osmique, etc.

Quel que soit le procédé dont vous aurez fait usage, vous

[1] Axel Key et Retzius, *loc. cit.*, p. 348.

verrez après la dissociation, par exemple, des nerfs du chat, du chien ou de l'homme adultes, que chaque tube nerveux est entouré d'un certain nombre de fibres très-fines, très-délicates, légèrement ondulées, et dont la direction est parallèle à la sienne. Il existe donc à l'état normal tout autour de chaque tube nerveux un manchon de fibrilles connectives à direction longitudinale.

Si, après l'action des réactifs fixateurs, vous avez coloré le nerf soit par l'hématoxyline, soit par le picrocarminate,

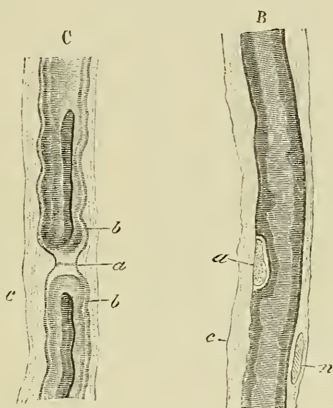


Fig. 16. — Tubes nerveux du sciatique du chien adulte, dissociés après un séjour de 24 heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100.

B. *a*, noyau du segment ; *n*, noyau d'une cellule connective ; *c*, tissu conjonctif intrafasciculaire.

C. *a*, étranglement annulaire; *bb*, renflements terminaux de deux segments voisins; *c*, tissu conjonctif intrafasciculaire.

vous reconnaîtrez à la surface de ces fibres des cellules qui au premier abord vous paraîtront fusiformes, mais qui sont en réalité des cellules plates, comme vous vous en assurerez sur des points où, écartées par la dissociation des faisceaux connectifs sur lesquels elles sont exactement appliquées à l'état normal, elles se montreront de face. Ces

cellules sont irrégulières dans leur contour ; elles possèdent quelquefois des prolongements, mais beaucoup moins longs et moins nombreux que ceux des cellules du tissu cellulaire sous-cutané. Je n'ai jamais observé de ces prolongements qui établissent une anastomose entre deux cellules. Cela pourrait tenir, il est vrai, et cela tient même probablement à ce que la dissociation après laquelle nous arrivons à les observer est toujours plus ou moins brutale, et doit briser bien des parties délicates, comme j'ai déjà eu l'occasion de vous le faire observer à propos des fibres de Remak.

Quand les cellules connectives qui revêtent les faisceaux sont détachées, elles ne sont pas planes, mais recourbées comme des tuiles faîtières, gardant ainsi la forme qu'elles avaient dans leur position normale autour des tubes nerveux. Elles présentent sur leur surface des parties plus épaisses et d'autres plus minces, alternant généralement sous forme de bandes. Leur noyau participe quelquefois à ces crêtes et à ces dépressions, qui ne sont autre chose que l'empreinte des colonnes conjonctives et des tubes nerveux sur lesquels elles étaient appliquées.

Pour faire une bonne observation de ces cellules, il faut choisir des animaux jeunes, même des nouveau-nés. Le tissu intrafasciculaire, en effet, ne fait pas exception à la loi qui régit le tissu conjonctif en général : sous l'influence du développement, les cellules prennent de moins en moins d'importance ; leur protoplasma s'aplatit, se dessèche, et chez l'adulte il finit par devenir extrêmement mince, de sorte qu'il n'est plus possible d'y remarquer les détails dont je viens de vous entretenir.

Les cellules conjonctives que j'ai disposées sous un de ces microscopes proviennent du nerf sciatique d'un chat nouveau-né. Le segment nerveux, enlevé à l'animal vivant, après avoir subi pendant un temps très-court l'action de l'acide

osmique, a été dissocié, puis coloré par le picrocarminate. Vous pourrez reconnaître facilement la forme des cellules, leur bord frangé, leurs crêtes et leurs dépressions.

Je ne veux pas abandonner ce tissu sans poser le problème que soulève son origine. D'où viennent ces fibres et ces cellules plates que nous avons désignées sous le nom de tissu conjonctif intrafasciculaire proprement dit? Dépendent-elles soit de la lamelle la plus interne de la gaîne lamelleuse, soit des cloisons intrafasciculaires, ou, au contraire, n'en dépendent-elles pas? Ce qui revient à se demander, en posant la question d'une façon plus générale : tout le tissu conjonctif que nous trouvons dans les nerfs provient-il du tissu conjonctif ambiant, ou y a-t-il au contraire, en outre, un tissu conjonctif appartenant en propre au nerf lui-même?

Cette question, qui au premier abord peut paraître facile à résoudre, est au contraire d'une difficulté extrême. Il est impossible de reconnaître si les fibres que nous venons de décrire se rattachent toutes aux divers ordres de lamelles dont nous avons parlé, et par conséquent si elles dépendent toutes, soit de la gaîne lamelleuse, soit des cloisons intrafasciculaires. Tout ce que nous pouvons affirmer à ce sujet, c'est que, dans les diverses préparations, on ne voit se détacher des lames conjonctives qu'un nombre de fibres très-restreint et qui semble loin d'être en rapport avec la grande quantité des fibrilles qui forment autour de chaque tube nerveux le manchon dont nous avons signalé l'existence.

Je dois attirer votre attention sur une autre observation intéressante à propos de ces fibres connectives. Elles font presque complétement défaut chez l'animal nouveau-né, et ne se développent que tardivement. C'est chez l'adulte seulement qu'elles constituent autour de chaque tube nerveux le revêtement fibrillaire que je vous ai montré. En re-

vanche, les cellules connectives sont beaucoup plus étendues et beaucoup plus épaisses chez le jeune sujet que chez l'adulte, et l'on peut constater que, pendant toute la durée du développement, elles sont indépendantes des fibres. Cette observation vient à l'appui de l'opinion des histologistes qui soutiennent que les fibres connectives ne se forment pas aux dépens des cellules, et elle contribue à démontrer que, dans l'intérieur des nerfs, comme du reste dans le tissu conjonctif en général, les faisceaux et les fibres doivent être considérés comme une formation péricellulaire.

Nous avons terminé l'analyse du tissu conjonctif des nerfs. Maintenant que nous connaissons bien la forme et la disposition de ses différentes parties, nous allons reprendre les injections interstitielles des cordons nerveux, pour contrôler les expériences de Bogros et de Cruveilhier. Nous possédons, en effet, tous les éléments nécessaires pour bien juger la question. Il nous sera facile de nous rendre compte, sur des coupes, dans quelles portions du nerf le liquide injecté aura pénétré, et nous reconnaîtrons dès lors s'il remplit un système de canalicules béants ou s'il écarte les éléments pour se loger dans leurs interstices.

Pour répéter les expériences dont nous voulons faire la critique, nous n'emploierons pas le même liquide que Bogros et M. Cruveilhier. On avait l'habitude, à l'époque où ces deux anatomistes firent leurs travaux, de se servir du mercure pour les injections des vaisseaux lymphatiques. Comme Bogros avait obtenu avec le mercure de bons résultats pour les injections de nerfs, il continua à en faire usage dans toutes ses recherches. Cruveilhier l'employa à son tour exclusivement, lorsqu'il répéta les expériences de Bogros.

Le mercure ne saurait convenir aux recherches que nous devons poursuivre, et cela pour plusieurs raisons. Supposons qu'après avoir injecté un nerf avec ce métal, nous en fassions une coupe transversale pour reconnaître où s'est faite la pénétration. Au moment où nous pratiquerons la section, le mercure, dégagé des éléments qui le retenaient, s'écoulera, et nous laissera sans aucune indication sur la position qu'il occupait par rapport aux faisceaux nerveux.

Ce liquide a un second inconvénient, qui, plus encore que son extrême mobilité, empêcherait de s'en servir pour des injections que l'on devra observer au microscope. Il est opaque, et, comme nous examinons nos préparations par transparence à la lumière transmise, il masque non-seulement tout ce qui est au-dessous, mais aussi tout ce qui se trouve au-dessus de lui. Il suit de là qu'il est impossible de reconnaître la position qu'occupe dans un tissu le mercure que l'on y a injecté.

Pour les recherches que nous nous proposons de faire, nous devons nous servir de masses transparentes; dès lors, les parties injectées laissant passer la lumière, il sera facile, au moyen de légers déplacements de l'objectif, d'apprécier très-exactement leur situation par rapport aux éléments environnants.

La masse colorée dont nous allons faire usage et dont l'emploi est le plus commode est le bleu de Prusse soluble, c'est-à-dire tenu en suspension dans l'eau à un degré de division tel qu'il passe à travers un filtre en papier. Malgré cet état de division extrême, cette matière colorante ne dialyse pas, c'est-à-dire ne passe pas à travers les membranes. Ainsi, lorsqu'elle est injectée dans un vaisseau, par exemple, elle ne traverse pas les parois vasculaires pour diffuser dans les tissus voisins, ce qui pourrait devenir une cause d'erreur. Son emploi aura encore pour nous un autre avantage.

Après l'injection, et même si la masse n'a pas été additionnée de gélatine, le durcissement du tissu où elle a été pratiquée s'obtient facilement par l'action de l'alcool ou des bichromates alcalins. Il sera donc aisé d'en faire des coupes minces qui permettront de reconnaître dans quels canaux ou entre quels éléments s'est logée la masse à injection.

Commençons par une première expérience. Dénudons chez un chien le nerf sciatique sur une certaine longueur et faisons pénétrer, entre les faisceaux dont il se compose, c'est-à-dire dans le tissu conjonctif périfasciculaire, la pointe de la canule fine d'une seringue hypodermique chargée de bleu de Prusse.

En agissant sur le piston de la seringue, nous verrons la masse colorée filer dans une certaine longueur en suivant le trajet des faisceaux, puis gagner peu à peu la périphérie du cordon nerveux et venir se répandre à sa surface. La disposition du tissu périfasciculaire nous explique bien ce résultat. Les fibres qui le constituent, et qui ont une direction généralement longitudinale, forment, nous l'avons vu, dans le voisinage des faisceaux nerveux, des lames concentriques d'un treillis assez grossier. Ces lames suffisent d'abord à retenir le liquide que l'on injecte, et celui-ci, suivant leur direction, file le long de l'axe du nerf. Mais, à mesure qu'il s'y trouve sous une pression plus considérable, il tend à franchir cette barrière; il passe à travers les mailles du treillis conjonctif, et, dès qu'il est arrivé dans le tissu plus lâche qui se trouve à la périphérie, rien ne l'empêche plus de se répandre à sa surface et de s'échapper.

L'injection du tissu périfasciculaire d'un nerf a donc, comme vous le voyez, un résultat tout différent de celles que l'on pratique dans le tissu conjonctif ordinaire, par

exemple, dans le tissu cellulaire sous-cutané. Comme, dans ce dernier tissu, les fibres connectives et élastiques s'entre-croisent dans tous les sens, le liquide qui y est introduit sous pression, les refoulant les unes contre les autres, les tasse, et se forme par leur feutrage une sorte de membrane artificielle, dans l'intérieur de laquelle il est maintenu sous forme de boule.

Dans le tissu périfasciculaire, le liquide injecté ne saurait être contenu de la même façon. Dès qu'il a franchi les treillis connectifs du voisinage des faisceaux nerveux, les fibres connectives de la périphérie, étant toutes à peu près parallèles, ne peuvent pas constituer par leur tassement un obstacle qui l'empêche de s'échapper.

Si maintenant, au lieu de pratiquer l'injection entre les faisceaux nerveux, comme nous venons de le faire, nous enfonçons la pointe de la canule dans l'intérieur même d'un faisceau nerveux, nous obtiendrons un résultat tout à fait différent. Après avoir dénudé, comme vous le voyez, le nerf sciatique d'un lapin, j'introduis dans le gros faisceau de ce nerf la pointe tranchante d'une canule extrêmement fine, adaptée à une seringue remplie de bleu de Prusse. J'agis sur le piston de la seringue, et, comme vous pouvez le reconnaître, le liquide file dans le faisceau sur une longueur de quatre à cinq centimètres, avec autant de régularité que s'il était injecté dans un vaisseau lymphatique. L'injection réussit aussi bien de la périphérie au centre que du centre à la périphérie. Si on la fait dans cette dernière direction et qu'au point où le liquide s'est arrêté on pratique une nouvelle piqûre, comme on a l'habitude d'opérer pour l'injection des lymphatiques, et comme ont opéré, en effet, Bogros et Cruveilhier, on arrive, en s'y prenant à plusieurs fois, à injecter toute la longueur du nerf sciatique et même ses rameaux terminaux. Ce résultat

n'a pas lieu de nous surprendre, puisque, comme nous l'avons reconnu, tous ces rameaux sont munis, aussi bien que les branches plus volumineuses, d'une gaîne résistante qui empèche le liquide de diffuser au dehors.

Vous voyez que notre expérience nous conduit à des résultats semblables à ceux qu'avaient obtenus Bogros et Cruveilhier, à savoir que le liquide injecté dans un faisceau nerveux s'y répand comme dans un canal. Il nous reste à vérifier maintenant si l'interprétation de Bogros est exacte, et si ce canal existe réellement.

Dans la prochaine leçon, lorsque nous chercherons à nous rendre compte des voies suivies par le liquide dans le faisceau, en faisant l'examen de coupes transversales du nerf, vous verrez que ce n'est pas, à proprement parler, la gaîne lamelleuse qui empêche l'issue du liquide hors du faisceau, et que, fût-elle un simple treillis, le liquide ne la traverserait pas toujours, par la raison qu'il n'arriverait pas nécessairement jusqu'à elle. Nous reconnaîtrons, je puis vous le dire par avance, que les parois du canal parcouru par le liquide sont formées par les tubes nerveux refoulés à la périphérie. Maintenus à l'extérieur par la gaîne, ces tubes, serrés les uns contre les autres, ne se laissent pas traverser par le liquide, tant qu'il n'existe qu'une faible pression. Si, au contraire, vous augmentez cette dernière, comme je le fais actuellement, les tubes nerveux s'écartent, et le liquide, arrivant jusqu'à la gaîne lamelleuse qui est fenêtrée et perméable, la traverse, et vient, comme vous le voyez, se répandre dans le tissu périfasciculaire et s'échapper à la surface du nerf.

QUINZIÈME LEÇON

(30 JANVIER 1877)

Tissu conjonctif des nerfs. — Vaisseaux des nerfs.

Résultat des injections interstitielles faites avec du bleu de Prusse additionné de gélatine dans l'intérieur d'un faisceau nerveux. — Description du procédé d'injection. — Coupes transversales sur le nerf durci. — Observation au microscope. — Les tubes nerveux refoulés à la périphérie forment une barrière latérale à la masse injectée.

Vaisseaux des nerfs. — *Historique.* — Henle. — Kölliker. Robin : il nie l'existence de vaisseaux intrafasciculaires.

Injections des vaisseaux sanguins des nerfs. — Choix de l'animal : raisons qui doivent faire préférer le rat. Procédé opératoire. Durcissement du nerf. — Manière de faire l'injection chez la grenouille. Résultats constatés sur les vues longitudinales de nerfs entiers, éclaircis par l'essence de girofle et montés dans le baume du Canada. Aspect du réseau capillaire chez la grenouille. Mailles allongées. — Disposition des capillaires en anses chez le rat et le cochon d'Inde. — Coupes transversales démontrant nettement la présence de capillaires dans l'intérieur des faisceaux.

Messieurs,

Vous avez constaté, à la fin de la dernière leçon, que la masse que nous avions injectée dans un faisceau nerveux paraissait limitée par la gaîne lamelleuse. Je dis qu'elle *paraissait* limitée, car vous allez voir dans un instant qu'il y a

là une illusion, et que ce n'est pas la gaîne qui limite l'injection, comme l'ont dit Cruveilhier et M. Robin.

Si nous considérons à l'œil nu le faisceau que nous avons injecté, il nous sera difficile de reconnaître où la masse colorée a pénétré. Pour le déterminer, il convient d'avoir recours à des méthodes plus délicates, c'est-à-dire d'examiner au microscope des coupes transversales faites sur le nerf injecté. Je vais vous indiquer maintenant les détails de l'opération :

Les injections que j'ai pratiquées devant vous pour vous montrer les principaux résultats de l'expérience ont été faites avec du bleu de Prusse liquide soluble dans l'eau ; je dois vous dire maintenant qu'il y a avantage, dans le cas particulier de l'injection d'un faisceau nerveux, à ajouter une certaine quantité de gélatine à la matière colorante (une partie de gélatine pour 25 parties de bleu en solution). Voici comment on procède : si l'on veut avoir, par exemple, plus de 25 centimètres cubes de masse, on prendra 25 centimètres cubes de bleu liquide. D'autre part, on pèsera 1 gramme de gélatine sèche que l'on fera gonfler dans de l'eau distillée. Puis on la chauffera doucement jusqu'à fusion, et on ajoutera peu à peu la matière colorante. On obtiendra ainsi une masse liquide à la température de 25° à 35°. Cette masse pénétrera mieux dans le nerf que la solution saturée de bleu soluble dans l'eau. Dans tous les nerfs, en effet, il y a une certaine quantité de plasma interstitiel légèrement salé, qui coagule une partie du bleu lorsqu'on l'injecte, et constitue par là un obstacle à sa pénétration. La solution gélatineuse, au contraire, ne se coagule pas, et de plus la gélatine dont elle est chargée, agissant à peu près comme le savon dont on enduit une planche pour la rendre glissante, fait glisser plus facilement la masse le long des tubes nerveux. J'exécute maintenant

l'expérience devant vous avec cette masse, et vous pouvez constater qu'elle nous donne une injection plus complète, plus étendue, plus régulière que celle que nous avons faite avec la solution simple du bleu de Prusse.

Nous avons injecté suivant ce procédé le nerf sciatique et le nerf pneumogastrique du chien. Ils ont été placés ensuite à l'état d'extension dans une solution d'acide chromique à 2 pour 1000, et le durcissement a été complété par l'alcool (voy. p. 77). Vous constaterez que les nerfs ont acquis une consistance suffisante pour qu'il soit facile d'en faire des coupes. Pratiquons successivement dans chacun d'entre eux une série de sections transversales sur différents points de la longueur où a pénétré la masse colorée, en commençant par les plus voisins de l'endroit où nous avons fait la piqûre. Dans la première, vous remarquerez au centre du vaisseau injecté une figure bleue qui n'atteint pas jusqu'à la gaîne lamelleuse; sur une section faite un peu plus loin, vous observerez une figure analogue, un peu moins étendue; plus loin, la figure est plus étroite encore, et finalement nous arrivons à une section où le bleu ne forme plus qu'un cercle très-restreint au milieu du faisceau.

Cette observation faite à l'œil nu suffit déjà à nous prouver que la masse à injection n'est pas maintenue latéralement par la gaîne lamelleuse, puisqu'elle occupe seulement le centre du faisceau.

Le fait que nous venons d'observer paraît en rapport avec la manière de voir de Bogros, qui admettait, vous vous en souvenez, l'existence d'un canal limité au centre de chaque faisceau nerveux. Mais si vous considérez que sur la section la masse injectée a une figure irrégulière, qu'elle est loin de posséder partout la même dimension, et qu'enfin elle n'est pas constamment au centre, mais souvent sur le bord du faisceau nerveux (car c'est un cas qui se pré-

sente aussi souvent et que j'ai omis à dessein tout à l'heure dans ma description, pour ne pas la compliquer), il suivrait de là que le canal de Bogros, s'il existait réellement, serait très-irrégulier dans sa forme, dans son diamètre et dans sa situation. Je n'insiste pas; il est complétement inutile de poursuivre cette discussion, car l'examen au microscope des coupes transversales sur lesquelles nous distinguerons les tubes nerveux, les gaînes, le tissu conjonctif intrafasciculaire et périfasciculaire, nous permettra de reconnaître parfaitement la situation de la masse injectée par rapport à ces divers éléments.

Faisons des coupes transversales, soit à main levée, soit au microtome, sur différents points de la longueur injectée du nerf, et examinons-les par transparence à un faible grossissement. Sur certaines d'entre elles, nous verrons la masse colorée dans le milieu du faisceau. Tantôt elle y forme une figure centrale irrégulière, limitée par les tubes nerveux refoulés, entre lesquels elle s'est répandue de manière à les dessiner nettement sur le fond coloré. Tantôt, au contraire, on n'observe pas de figure centrale bien délimitée; la masse s'est répandue d'une façon plus diffuse dans tous les interstices, mais elle est toujours en quantité plus notable au centre qu'à la périphérie. Vous pourrez examiner sous ces microscopes des préparations où se rencontrent ces diverses dispositions.

Dans d'autres coupes, et j'ai placé aussi devant vous des préparations sur lesquelles vous pourrez le reconnaître, la masse d'injection n'occupe plus le centre du faisceau; elle est rapprochée de la gaîne. Dans la zone qui y confine, vous verrez les tubes nerveux séparés les uns des autres par la masse bleue. Cette masse a même pénétré dans la gaîne dont les lamelles constituantes sont séparées par des couches de matière colorée. Enfin elle s'est répandue au dehors et

remplit, comme vous pouvez le voir, le tissu périfasciculaire dans une région plus ou moins étendue.

Ainsi, l'examen de ces coupes faites à différents niveaux vous le démontre, la masse à injection file entre les tubes nerveux; au début, elle se creuse un canal, comme l'indique la figure centrale irrégulière que vous avez vue sur la première coupe; plus loin, elle passe dans les interstices du faisceau, entre les tubes nerveux, qui déterminent dès lors sa direction.

Comme je vous le disais à la fin de la dernière leçon et comme vous pouvez le reconnaître maintenant, il n'est pas nécessaire que la gaîne lamelleuse soit impénétrable à la masse d'injection pour l'empêcher de s'échapper en dehors d'elle. Nous avons constaté, en effet, que le liquide coloré peut parcourir dans un faisceau une longueur de 5 à 15 centimètres sans arriver jusqu'à la gaîne. Ce n'est donc pas par cette gaîne qu'il est arrêté, mais bien par les tubes nerveux, qu'elle empêche de s'écarter. Ceux-ci, au moment où le liquide les atteint, sont refoulés à la périphérie, et, pressés les uns contre les autres, ils forment par leur réunion une sorte de membrane. Ils se comportent alors à la manière des fibres du tissu conjonctif qui, dans les injections interstitielles du tissu cellulaire sous-cutané, limitent la boule d'œdème.

On pourrait supposer les tubes nerveux qui forment un faisceau entourés simplement d'un canevas perméable, sans que celui-ci fût nécessairement traversé par la masse que nous employons. Du reste, vous le savez, la structure de la gaîne lamelleuse est telle qu'on ne saurait la considérer comme une membrane homogène et continue; les lamelles qui la composent sont, comme nous l'avons vu, anastomosées entre elles de manière à former une sorte de système caverneux très-compliqué, mais parfaitement perméable aux

liquides. Connaissant cette structure, il est facile de comprendre pourquoi la masse, quand elle arrive, après un trajet plus ou moins long, à atteindre la face interne de la gaîne lamelleuse, la traverse et s'échappe bientôt dans le tissu conjonctif périfasciculaire.

VAISSEAUX DES NERFS.

Pour terminer l'analyse que nous avons entreprise des éléments constitutifs des cordons nerveux, il nous reste à faire l'étude de leurs vaisseaux sanguins.

Il est largement pourvu à l'irrigation sanguine des nerfs. Leur travail ne peut s'exécuter sans un apport de matériaux de nutrition et de respiration aux éléments intimes qui les composent. En effet, comme Schiff et Funke l'ont prouvé, les nerfs, pendant leur activité, produisent de la chaleur et consomment de l'oxygène.

Déjà en 1840, Henle connaissait bien les vaisseaux des nerfs. Voici ce qu'il en a dit dans son *Traité d'anatomie générale :* « Entre les éléments du tissu cellulaire marchent les vaisseaux capillaires, qui forment des mailles fort allongées, et qui en conséquence parcourent de grandes distances sans cesser d'être parallèles aux fibres nerveuses. Les vaisseaux capillaires des nerfs sont au nombre des plus fins que l'on connaisse. A l'état de vacuité, ils n'ont pas plus de 0,002 ligne de diamètre, et se composent uniquement de la membrane primaire des vaisseaux, avec des noyaux de cellules ovales en long, qui souvent alternent ensemble d'une manière fort régulière. Les faisceaux secondaires sont souvent accompagnés, de chaque côté, d'un vaisseau plus fort qui suit une direction longitudinale. Les branches capillaires qui unissent ensemble les deux vaisseaux longi-

tudinaux passent transversalement et obliquement sur la face supérieure et inférieure du faisceau[1]. »

Le passage n'est pas long, et cependant la description des vaisseaux des nerfs y est assez complète. Jusque dans ces dernières années on n'a dit rien de plus précis à leur sujet. Kölliker, dans son *Traité d'anatomie microscopique*, a complété ces notions, et dans les éditions successives de son *Manuel d'histologie* il a reproduit à peu près textuellement ce qu'il en avait dit dans ses premiers ouvrages. « Tous les nerfs d'un certain volume contiennent des vaisseaux, mais en nombre assez restreint. Ces vaisseaux ont, en général, une direction longitudinale, et forment un réseau peu serré de capillaires très-fins, de 4, 5 à 9 μ de diamètre, réseau à mailles longitudinales, qui entoure les faisceaux de tubes, en envoyant des prolongements entre leurs divers éléments, mais qui n'enveloppe jamais les fibres primitives isolées[2]. »

Le réseau vasculaire du faisceau nerveux avait donc été bien observé. Aussi ne comprend-on pas comment, en 1854, M. Robin, qui avait fait un livre sur les injections microscopiques, a pu dire, dans le mémoire que nous avons déjà cité, que le périnèvre qui entoure chaque faisceau nerveux est à ce faisceau ce que le sarcolemme est au faisceau primitif du muscle, et que jamais les vaisseaux sanguins ne le traversent.

Vous voyez, Messieurs, quel est le danger des conceptions *à priori*.

Il est utile, à la vérité, dans notre science, de raisonner par analogie et de construire des hypothèses qui, par l'intérêt qu'elles excitent, encouragent au travail. Mais, avant

[1] Henle. *Anatomie générale. — Encyclopédie anatomique*, trad. française par Jourdan, 1843, t. VII, p. 165.

[2] Kölliker, *Traité d'histologie*, 2e édit. française, p. 421 et 422.

de les considérer comme démontrées, il faut les soumettre au contrôle de l'expérience.

Ainsi, pour revenir à la question qui nous occupe, il était certes permis il y a vingt ans de supposer que les faisceaux nerveux possèdent une membrane amorphe analogue au sarcolemme, mais il fallait faire des observations directes pour vérifier cette hypothèse, et, mise en présence des faits, elle eût été bien vite abandonnée.

Ici l'expérience n'était pas d'une grande difficulté à réaliser. Il s'agissait simplement de faire une injection, même grossière, des vaisseaux sanguins des cordons nerveux. Déjà en 1867, un élève de M. Robin, M. G. Pouchet[1], en examinant la langue d'un tamanoir qu'il avait injectée, pour y observer la disposition générale des vaisseaux sanguins, remarqua que les faisceaux nerveux primitifs y contenaient des capillaires. Le mérite de ce travail consiste surtout à avoir démontré l'erreur dans laquelle M. Ch. Robin était tombé; car, comme le prouvent les citations que je vous ai faites, on savait depuis longtemps que les faisceaux nerveux contiennent des vaisseaux capillaires.

En réalité, ces faisceaux peuvent contenir non-seulement des capillaires, mais même des artères et des veines d'un assez fort calibre pour qu'elles soient visibles à l'œil nu. A cet égard, il convient de les diviser de la façon suivante :

Les gros faisceaux, tels que le faisceau principal du nerf sciatique ou les faisceaux du plexus brachial, qui contiennent des artères, des veines et des capillaires; les faisceaux petits ou moyens, qui ne contiennent que des capillaires, et enfin les plus petits faisceaux, ceux qui sont limités seulement par la gaîne de Henle, qui ne contiennent pas de vaisseaux sanguins.

[1] G. Pouchet. *Note sur la vascularité des faisceaux primitifs des nerfs périphériques.* Journal de l'anatomie et de la physiologie, t. IV, 1867, p. 458.

Il faut étudier d'abord ces vaisseaux après avoir pratiqué des injections du système vasculaire sanguin. Ces injections peuvent être partielles, limitées à un membre, par exemple; mais je vous engage à faire plutôt des injections générales. Elles sont plus faciles que les premières, réussissent plus souvent et donnent d'excellents résultats. Je ne crois pas devoir vous indiquer tous les détails de la préparation des masses d'injection. Je vous renvoie aux ouvrages techniques.

Pour ce genre de recherches il est avantageux de choisir de petits animaux : le lapin, le rat, le cochon d'Inde et la grenouille, par exemple.

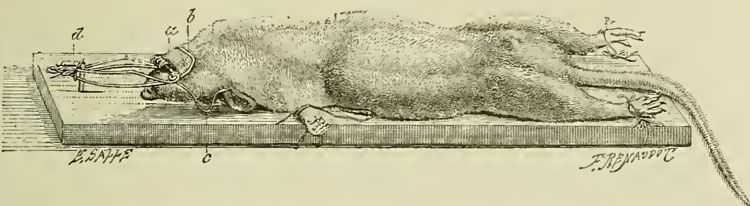


Fig. 17.— Appareil pour immobiliser les rats. — *a*, tige de fer placée en arrière des incisives ; *b*, première pièce du mors, appliquée sur le maxillaire inférieur ; *c*, seconde pièce du mors, prenant un appui sur l'occiput ; *d*, ligature qui relie les deux pièces.

Nous donnons même la préférence au rat sur le cochon d'Inde et sur le lapin, parce que nous nous proposons d'examiner le nerf sciatique et les différentes branches qui en émanent, sans y pratiquer de coupe.

Le petit animal est fixé solidement sur une planchette, et sa tête est maintenue au moyen d'un mors semblable à celui que Czermak a employé pour les lapins, mais d'une construction beaucoup plus simple. Il est ainsi parfaitement immobilisé, ce qui est indispensable pour exécuter la série d'opérations délicates que nous avons à faire maintenant.

On commence par inciser longitudinalement la peau sur un des côtés de la trachée; puis, écartant en dehors le muscle sterno-mastoïdien, on découvre la carotide que l'on dégage au moyen d'un crochet mousse. On passe ensuite au-dessous d'elle un fil, avec lequel on y pratique une ligature à sa partie supérieure. On se sert alors de ce fil pour soulever et tendre l'artère, à laquelle on fait une incision afin de produire une hémorrhagie abondante et aussi complète que possible. L'ouverture d'un vaisseau aussi mince constitue une opération délicate pour laquelle il est nécessaire d'employer des ciseaux fins et bien tranchants. En quelques minutes, l'animal perd la plus grande partie de son sang. Ayant alors agrandi l'incision première par une section longitudinale, on introduit dans le bout central de la carotide une canule fine, et nous injectons 35 centimètres cubes environ de la masse colorée.

Il est important de ne pas pratiquer l'injection avec une masse portée à une température trop élevée; autrement les muscles, excités par la chaleur, se contractent et entrent en rigidité, comprimant ainsi un certain nombre de canaux vasculaires dans lesquels le liquide ne pourra pénétrer. Afin d'éviter cet inconvénient, il est bon de ne pas dépasser 40°. Cette température suffit pour que la masse, si elle a été bien préparée, soit parfaitement liquide.

Lorsque l'on a injecté la quantité de masse que nous avons indiquée et que nous savons par expérience être suffisante pour remplir le système vasculaire d'un rat de moyenne taille, on applique une ligature sur la carotide au-dessous de la canule, on retire la seringue, et l'on expose l'animal au froid. Généralement au bout d'une heure la gélatine est prise; on dégage alors le nerf sciatique, et on le soumet au durcissement. Si l'on a

employé pour l'injection une masse au carmin, ce durcissement doit être obtenu par l'alcool exclusivement; après l'injection de la masse bleue, on peut employer indifféremment l'alcool, l'acide chromique ou les bichromates alcalins. Lorsque le segment nerveux a acquis la consistance voulue, il est placé pendant quelques heures dans l'alcool absolu, puis éclairci au moyen de l'essence de girofle et monté dans le baume du Canada. Je vous indique tous ces détails, afin de mettre ceux de vous qui voudront reprendre ces expériences à même de les réussir. Vous obtiendrez ainsi de bonnes préparations pour les vues longitudinales; pour les vues transversales, il faut faire, après durcissement, des coupes que vous éclaircirez et monterez de la même façon. Ces coupes ne sont pas difficiles à exécuter. Loin de chercher à les faire minces, il faut au contraire leur donner une certaine épaisseur, afin que l'on puisse y suivre la disposition des vaisseaux, en examinant successivement la préparation à différents niveaux à l'aide de la vis micrométrique.

Chez la grenouille, l'injection du système vasculaire se fait avec facilité. Je vais la pratiquer devant vous. La grenouille sur laquelle j'opère a été empoisonnée par le curare, parce que la paralysie des petites artères produite par cet agent toxique aide à la pénétration de l'injection. Au moyen de deux coups de ciseaux, je dégage la moitié inférieure du sternum, que je relève avec une pince, de manière à mettre le cœur à nu. Je place une ligature autour du segment du sternum ainsi relevé pour empêcher la masse de s'échapper par les vaisseaux qui s'y trouvent sectionnés. Puis, le péricarde étant incisé, je résèque la pointe du cœur et je laisse la grenouille perdre son sang. Je la place ensuite dans ce vase qui contient de l'eau à 36°, où elle abandonne encore de nouvelles quantités de sang, et où elle est

portée à la température du liquide que je vais injecter dans ses vaisseaux. La seringue étant remplie de la masse carminée à la gélatine (on opérerait de même avec la masse bleue) à la température voulue, j'introduis l'extrémité de la canule dans le cœur par l'ouverture que j'y ai pratiquée, et avec le pouce et l'index de l'autre main j'applique fortement les parois du cœur autour de la canule. Il ne me reste plus qu'à pousser le piston de la seringue pour que l'injection se produise, et que la grenouille, par suite de la réplétion de ses vaisseaux, prenne cette teinte rosée que vous pouvez déjà apercevoir maintenant. Après l'injection de 10 à 15 centimètres cubes, je retire la canule et je pose une ligature sur le cœur. Comme vous le voyez, j'ai pu faire cette opération à moi seul et sans aucun aide, ce qui vous prouve qu'elle n'est pas très-compliquée.

Lorsque la gélatine sera prise par le refroidissement, vous enlèverez le nerf sciatique de la grenouille ; la meilleure portion pour l'étude est celle où il se divise en deux faisceaux à la partie inférieure de la cuisse. Vous le traiterez absolument comme nous venons de traiter le nerf sciatique du rat, de manière à le monter finalement dans le baume du Canada.

Sur les nerfs ainsi préparés, provenant d'autres grenouilles, vous reconnaîtrez que les vaisseaux sanguins y forment un réseau à mailles longitudinales. Au premier abord, ce réseau paraît semblable au réseau vasculaire des muscles ; il possède, comme ce dernier, des mailles très-allongées, et ses branches longitudinales sont également réunies par des branches transversales ou obliques (fig. 2, Pl. IV).

Chez le rat, les mailles du réseau sont inégales ; quelquefois aussi, vous y remarquerez une disposition qui ne se rencontre jamais dans l'épaisseur des muscles. Un vaisseau,

au lieu de compléter une maille, forme une anse, c'est-à-dire qu'il se recourbe et prend après sa courbe une direction inverse, sans s'être réuni à un autre vaisseau.

Vous reconnaîtrez cette disposition sur le nerf sciatique du rat qui est placé sous un de ces microscopes. J'ai

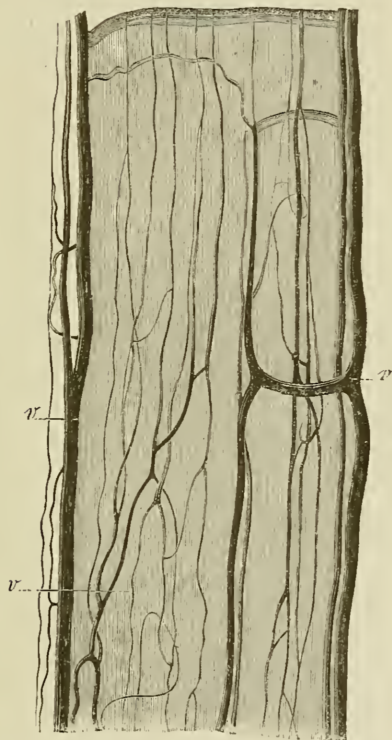


Fig. 18. — Nerf saphène péronier du cochon d'Inde, dont les vaisseaux sanguins ont été injectés.

soumis aussi à votre observation une préparation du nerf saphène péronier du cochon d'Inde, qui présente plusieurs faisceaux de différents diamètres. Vous remarquerez que les artérioles et les veinules situées entre ces faisceaux s'anastomosent par des branches transversales. Après avoir

constaté ce premier fait, pénétrons, en abaissant ou en élevant l'objectif, dans l'intérieur de ces faisceaux, ou au moins dans ce qui nous paraît être l'intérieur de ces faisceaux. Nous ne pouvons plus en effet en distinguer les limites, puisque le nerf tout entier est devenu transparent, et ce n'est que la profondeur plus ou moins grande à laquelle nous pénétrons dans la préparation au moyen de la vis micrométrique qui nous renseigne sur la situation du vaisseau que nous examinons.

Dans ces régions, c'est-à-dire entre les vaisseaux plus considérables et à l'intérieur des faisceaux nerveux, vous remarquerez un réseau capillaire à mailles allongées, qui se terminent par des anses. Du sommet de la convexité de chaque anse part un capillaire qui va former plus loin une anse semblable, ayant aussi une branche capillaire partant de son sommet. Sur certains points l'anse se recourbe sans qu'il en parte un capillaire, et après un certain trajet, le vaisseau décrit une anse en sens inverse, laquelle porte alors un capillaire à son sommet. Il y a ainsi, à la suite les unes des autres, une série de ces dispositions en fourche qui se succèdent, non-seulement dans le même plan, mais dans tous les plans, et leur ensemble forme une disposition que l'on pourrait appeler disposition en chaîne, et qui est tout à fait caractéristique.

Il suffit de voir un réseau disposé de la sorte pour pouvoir affirmer qu'il appartient à un nerf. J'ai placé sous ce microscope binoculaire un faisceau nerveux dans lequel, grâce au relief que donne l'instrument, vous pourrez embrasser d'un seul coup d'œil les vaisseaux de différents plans et reconnaître leurs anastomoses en profondeur.

Rien n'est plus variable du reste que la disposition des anses que nous venons de décrire. Vous observerez même, dans une des préparations qui sont placées devant vous, un

point où une branche se détache d'un capillaire, parcourt un certain trajet sans s'anastomoser avec aucun autre vaisseau, et vient rejoindre le capillaire dont elle était partie. C'est évidemment là une disposition destinée simplement à augmenter les surfaces d'échange.

Pour nous renseigner exactement sur la situation de ces anses vasculaires, nous devons les examiner sur des coupes transversales. En faisant cet examen, vous reconnaîtrez de la façon la plus nette qu'il y a des vaisseaux dans l'intérieur même des faisceaux nerveux. Ces vaisseaux seront naturellement coupés en travers puisque, comme nous venons de le voir, les mailles qu'ils forment ont une direction longitudinale. Vous remarquerez d'autres vaisseaux plus volumineux dans le tissu conjonctif périfasciculaire.

Enfin, sur des coupes épaisses, vous rencontrerez des points où, observant à la surface de la préparation deux vaisseaux voisins coupés en travers, vous vous assurerez, en pénétrant dans la profondeur de la coupe, que ces deux vaisseaux se réunissent en anse et donnent naissance à un capillaire à leur sommet. Il est donc possible, même sur des coupes transversales, d'apercevoir la disposition dont nous avons reconnu l'existence sur les nerfs examinés suivant leur longueur.

En résumé, nous pouvons constater au moyen des injections qu'il y a des vaisseaux périfasciculaires et des vaisseaux intrafasciculaires. Quant à la gaîne lamelleuse, on ne peut dire qu'elle possède des vaisseaux qui lui soient spécialement destinés. On n'y rencontre que ceux qui, partis du tissu périfasciculaire, la traversent pour pénétrer dans l'intérieur du faisceau nerveux.

SEIZIÈME LEÇON

(1er FÉVRIER 1877)

Vaisseaux sanguins et vaisseaux lymphatiques des nerfs.

Vaisseaux sanguins des nerfs (suite). — Mailles allongées de ces vaisseaux dans le tissu périfasciculaire. Conséquence de cette disposition relativement à la nutrition d'un nerf sectionné. — Facilité avec laquelle se constate l'existence des vaisseaux intrafasciculaires.

Structure des capillaires des nerfs : elle ne diffère pas de celle des capillaires en général. — Rapports des vaisseaux sanguins avec les tubes nerveux : les artères sont logées dans les lames intrafasciculaires. Utilité de cette disposition. Rapport direct des capillaires avec les tubes nerveux dans le jeune âge. — Rapports des vaisseaux sanguins avec les espaces intrafasciculaires. Injection au carmin dans les vaisseaux et injection interstitielle au bleu de Prusse, pour démontrer ce rapport.

Vaisseaux lymphatiques des nerfs. — Méthode à suivre pour étudier ces vaisseaux. — Injection avec une canule fine et tranchante. — Manière de procéder chez le chien : trajet des lymphatiques du nerf sciatique ; ils se rendent pour la plupart dans le ganglion lombaire. — Démonstration des lymphatiques au moyen du vermillon placé dans le tissu conjonctif du nerf à sa partie périphérique. — Résultats : Il n'y a pas de lymphatiques à l'intérieur des faisceaux. Ils prennent naissance, par des ouvertures béantes, dans le tissu conjonctif périfasciculaire.

Voies du plasma nutritif dans l'épaisseur des nerfs. — Le plasma, partant des capillaires sanguins, remplit le faisceau, passe à travers la gaîne lamelleuse et est repris par les vaisseaux lymphatiques du tissu périfasciculaire. — Chaque tube nerveux est placé dans un bain de plasma. Dans les tubes nerveux à myéline, l'échange nutritif se fait au niveau des étranglements annulaires. — Expérience qui le démontre directement : Le sciatique du lapin dénudé et plongé dans un bain d'eau pendant vingt minutes perd ses propriétés.

Messieurs,

Dans la dernière leçon, nous avons commencé l'étude du réseau vasculaire des nerfs. Nous avons reconnu qu'arrivées

à la surface des nerfs ou entre les faisceaux qui les constituent, les artères et les veines forment, dans le tissu périfasciculaire, un réseau à mailles très-allongées. Cette disposition présente un intérêt particulier au point de vue des conséquences de la section des nerfs; elle nous montre que, quand un nerf est coupé en travers, chacun des deux segments possède une irrigation sanguine complète.

Je n'ajoute pas d'autres détails sur ce sujet et je passe aux vaisseaux intrafasciculaires. Comme nous l'avons vu, leur existence est démontrée par l'observation de coupes transversales des faisceaux; elle peut en effet être reconnue sur des coupes transversales du nerf sciatique ou de tout autre gros nerf, pratiquées de n'importe quelle manière, après n'importe quel procédé de durcissement, dessiccation, alcool, acide chromique, etc. Les vaisseaux sont logés, soit dans les lames intrafasciculaires, soit entre les tubes nerveux; dans les plus grosses lames on rencontre des artères et des veines, tandis que les capillaires se trouvent dans les lames plus minces, ou sont simplement situés entre les tubes (fig. 4, Pl. II).

Ces capillaires sont parfaitement visibles sur les nerfs dissociés à l'état frais ou après l'action de n'importe quel réactif fixateur. Je dois même ajouter que les nerfs sont les organes qui conviennent le mieux pour étudier les capillaires sanguins au moyen de la dissociation, parce que, d'une part, la longueur des mailles qu'ils y forment permet d'en isoler des branches d'une assez grande étendue, et que d'autre part ils sont faiblement unis au tissu avoisinant.

Nous avons étudié déjà la disposition de leur réseau; nous allons aujourd'hui nous occuper de leur structure.

Si, après avoir fait macérer jusqu'à durcissement un nerf dans l'acide chromique à 2 pour 1000 ou dans le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100, nous y pratiquons une dissociation ménagée, de manière à ne pas bouleverser les rapports des différentes parties, et que nous colorions ensuite la préparation au moyen de l'hématoxyline ou du picrocarminate, nous y trouverons des vaisseaux dont il nous sera facile d'apprécier la structure.

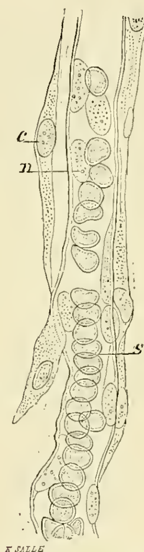


Fig. 19.— Vaisseau capillaire intrafasciculaire du sciatique du chien, isolé par dissociation après durcissement du nerf dans l'acide chromique. — *n*, noyau de la paroi des capillaires; *c*, cellule plate vue de profil, semblable à celles du tissu conjonctif voisin; *s*, globules rouges du sang.

Les capillaires se présenteront à nous comme des tubes, dans l'intérieur desquels nous verrons rangés ou empilés des globules rouges du sang fixés par le réactif. Dans la paroi de ces tubes, nous observerons des noyaux, plus ou moins fortement colorés en rouge si la préparation a été traitée par le picrocarminate, et qui se présenteront soit de profil, soit de

face. En dehors de cette première couche, nous remarquons une seconde série de noyaux, appartenant à des cellules appliquées à la surface du tube capillaire. Tantôt ces cellules se montrent écartées de la paroi sur laquelle elles étaient moulées et peuvent alors être bien distinguées dans leur forme, tantôt elles y restent exactement appliquées comme pendant la vie et dans ce cas leurs noyaux seuls sont nettement distincts; ils diffèrent de ceux de la membrane du capillaire par la saillie prononcée qu'ils forment en dehors.

Ces capillaires sont donc revêtus de deux couches cellulaires : l'une connue depuis longtemps et que l'on croyait autrefois constituée par des noyaux plongés dans l'épaisseur de la membrane amorphe du vaisseau, tandis que l'on sait aujourd'hui qu'ils appartiennent à une couche endothéliale; l'autre, extérieure à la première, formée de cellules plates, absolument semblables aux cellules connectives intrafasciculaires qui sont appliquées sur les tubes nerveux et sur les faisceaux de tissu connectif. Je me suis assez longuement étendu sur la description de ces cellules pour n'avoir pas besoin d'y revenir ici.

Les artérioles et les veinules que l'on rencontre à l'intérieur des faisceaux nerveux sont presque toujours situées dans les cloisons connectives intrafasciculaires. La disposition des cellules plates à leur surface est loin d'être aussi nettement visible que sur les capillaires, parce qu'elle ne peut s'observer que sur les points de leur trajet assez limités où ces vaisseaux sont libres; dans la plus grande partie de leur parcours, en effet, les artérioles et les veinules étant contenues dans les lamelles des cloisons, les cellules plates qui sont à leur surface se trouvent pressées entre ces lamelles et la paroi des artères; elles prennent l'empreinte, en partie de la tunique adventice des vaisseaux, en partie de la

lamelle la plus interne de la cloison, et leur forme en devient plus compliquée.

Les artérioles possèdent une musculature très-développée. Quand elles sont isolées, on reconnaît que les cellules musculaires qui les enveloppent forment à leur surface un relief considérable. Mais ce n'est pas là un fait spécial aux nerfs; dans d'autres parties de l'organisme, les artérioles présentent une structure semblable. Du reste, pourquoi les vaisseaux du système nerveux auraient-ils une disposition spéciale? Comme ceux de tous les autres organes, ils sont simplement destinés à laisser s'échapper à travers leurs parois le plasma nutritif. Ce plasma est le même dans tout l'organisme, et les différences que présentent les organes dans leurs sécrétions dépendent de leurs éléments spéciaux et non pas du liquide nutritif qui les baigne.

Je ferai une observation analogue au sujet de la double couche cellulaire dont les capillaires sont revêtus. Cette disposition, qui paraît singulière au premier abord, est commune à tous les capillaires qui sont plongés dans le tissu conjonctif. Elle est plus facile à reconnaître dans l'intérieur des faisceaux nerveux que dans le tissu cellulaire sous-cutané par exemple, parce que l'isolation des vaisseaux s'y opère plus aisément.

Je passe à une seconde question : celle du rapport des vaisseaux sanguins avec les tubes nerveux. Je vous ai déjà dit que les artères et les veines ne sont pas en rapport direct avec ces éléments; elles en sont séparées par les lames intrafasciculaires, à l'intérieur desquelles elles cheminent. Cette disposition n'est pas sans intérêt au point de vue physiologique. En effet, comme on peut l'observer dans certains cas, la pulsation cardiaque est manifeste jusque dans les

petites artères; si elles étaient en contact direct avec des éléments aussi délicats et aussi sensibles que les fibres nerveuses, la secousse que cette pulsation communiquerait à ces dernières pourrait y déterminer des troubles fonctionnels.

Les capillaires, au contraire, sont dans le voisinage immédiat des tubes nerveux, sans autre séparation que les cellules plates qui recouvrent les uns et les autres. Comme ces cellules ne sont pas en couches continues, elles ne forment qu'une séparation très-incomplète, et, en beaucoup de points, la membrane du capillaire est directement en rapport avec la membrane de Schwann. Du moins il en est certainement ainsi chez les jeunes animaux, où le tissu conjonctif est moins développé. Chez les adultes, les tubes nerveux étant entourés de tous côtés comme nous l'avons vu (p. 225), par des fibres connectives qui leur forment une sorte d'enveloppe de protection, ne sont pas en rapport tout à fait immédiat avec les vaisseaux.

Une question qui se rattache à la précédente et ne forme pour ainsi dire qu'un avec elle, est celle qui a trait aux rapports des vaisseaux avec les espaces ou les interstices intra-fasciculaires. Voici comment nous avons procédé pour bien observer ces rapports.

Après avoir injecté le système vasculaire sanguin d'un rat avec une masse carminée, afin de rendre bien apparents les vaisseaux des nerfs, nous avons dénudé le nerf sciatique et nous avons fait dans le gros faisceau de ce nerf une injection interstitielle de bleu de Prusse additionné de gélatine. Puis le nerf a été détaché et placé tendu dans l'alcool. Au bout de quelques heures, le durcissement a été suffisant pour permettre des sections transversales. Nous soumettons à votre observation une coupe ainsi faite (fig. 1, Pl. IV), à laquelle nous avons donné une épaisseur assez

considérable pour que, en nous servant de la vis micrométrique, nous puissions y observer les vaisseaux et les tubes nerveux sur une certaine longueur.

Sous l'influence de l'alcool, le gros faisceau du nerf, sur lequel j'attire votre attention, s'est un peu ratatiné, mais il est encore parfaitement reconnaissable, grâce à la gaîne lamelleuse qui l'entoure. A son centre, vous apercevrez deux artères coupées en travers, et logées dans l'intérieur d'une lame intrafasculaire ; en abaissant l'objectif, vous reconnaîtrez que plus profondément ces deux artères se rejoignent, et vous vous convaincrez que vous avez sous les yeux un exemple de division d'un tronc artériel. La lumière de ces artères, de même que celle de tous les vaisseaux capillaires, est remplie par la masse rouge. L'injection interstitielle bleue a pénétré au centre du faisceau, et, cheminant le long des lames intrafasciculaires, elle s'est répandue autour des tubes nerveux de la partie centrale, de manière à dessiner très-nettement leur contour. Dans ces tubes ainsi entourés, vous distinguerez le cylindre-axe. Bien qu'il ne soit pas coloré, il s'y montre nettement ; il y est beaucoup plus apparent que dans les tubes de la périphérie en dehors de la limite de l'injection. Cette netteté du cylindre-axe tient à un phénomène d'optique bien connu : la bordure bleue agit ici comme un diaphragme.

Les vaisseaux capillaires, comme les tubes nerveux, sont entourés de la masse de bleu de Prusse, de sorte que l'on peut soutenir que les uns et les autres sont dans une situation identique relativement aux espaces destinés à la circulation du plasma ou de la lymphe.

Avant de nous occuper de la manière dont se fait cette circulation, et pour être à même d'en apprécier exactement

toutes les conditions, il est nécessaire que nous connaissions les vaisseaux lymphatiques des nerfs. Nous allons les étudier à l'aide des injections.

Si, avec une masse de bleu de Prusse dissous dans l'eau distillée, ou avec une masse de bleu à la gélatine chauffée à 35°, comme celle que je prends ici dans cette seringue, j'injecte un faisceau nerveux, le gros faisceau du nerf sciatique de ce lapin par exemple, vous voyez le liquide suivre le trajet de ce faisceau, sans qu'il se produise aucune injection de vaisseau lymphatique. Il ne faudrait pas conclure de cette expérience que l'intérieur du faisceau nerveux n'est pas en communication avec le système lymphatique, car, si notre injection arrivait jusqu'au contact de la gaîne lamelleuse, elle passerait, comme vous le savez par nos expériences précédentes, dans le tissu conjonctif périfasciculaire; or, nous allons voir maintenant que ce tissu est en communication avec les vaisseaux lymphatiques.

En effet, si l'on pratique l'injection directement dans le tissu périfasciculaire, il s'y forme d'abord une boule ou un cylindre plus ou moins allongé ; puis, à un certain moment, le liquide coloré s'engage dans un lymphatique et en dessine le trajet.

Je vous conseille de choisir pour cette observation le nerf sciatique du chien, sur lequel, à cause de sa dimension, il est plus facile d'expérimenter. Bien que j'aie fait cette expérience un grand nombre de fois, je l'ai répétée encore hier, afin de vous en parler d'après des souvenirs plus précis.

Le chien ayant été tué par l'injection hypodermique de 2 centimètres cubes d'une solution de curare au centième, nous avons immédiatement dénudé le sciatique et pratiqué d'abord une injection dans l'intérieur du gros faisceau de ce nerf. Aucun lymphatique ne s'est injecté. Puis nous avons fait l'injection dans le tissu conjonctif périfasciculaire

et nous avons obtenu un manchon coloré s'étendant progressivement sur une certaine longueur du nerf; à mesure que nous augmentions la pression, nous avons vu s'injecter successivement un certain nombre de vaisseaux lymphatiques, dont le trajet était reconnaissable grâce au liquide coloré qui avait pénétré dans leur intérieur.

Nous avons pu constater qu'une partie d'entre eux, s'écartant immédiatement du nerf, vont à peu près perpendiculairement à sa direction et s'insinuent dans les cloisons intermusculaires; nous en avons suivi quelques-uns jusqu'à la ligne âpre du fémur, le long de laquelle ils remontent ou ils descendent pour s'aboucher les uns avec les autres. Comme nous n'avions pas pour but des recherches d'anatomie descriptive, nous n'avons pas tenté de reconnaître leur trajet ultérieur.

Les autres lymphatiques remontent le long du nerf, pénètrent avec lui dans la cavité pelvienne et vont se rendre à un ganglion qui, chez le chien, le chat, le lapin, le cochon d'Inde, le rat et la souris, est situé : pour le côté gauche, à gauche de l'aorte, au point où elle se divise; pour le côté droit, à droite de la veine cave inférieure, à l'endroit où elle naît de la réunion des deux veines iliaques. Chez le chien, ce ganglion est assez volumineux; chez le lapin, il a la grosseur d'un très-petit haricot; chez le rat, il est encore plus petit et assez difficile à trouver. Mais, quand on a fait pénétrer dans son intérieur une matière colorée, ce qui chez cet animal est très-facile à réaliser, il se reconnaît d'emblée.

Chez le rat, la souris, le cochon d'Inde, ce ganglion peut être injecté par un procédé extrêmement simple. Il suffit de prendre une seringue hypodermique chargée d'une matière colorée et munie d'une canule à extrémité tranchante, de piquer dans la cuisse de l'animal de manière à faire arriver la pointe de la canule au voisinage du nerf sciatique, et de

pratiquer l'injection. Dès lors que la matière colorée aura pénétré dans le tissu cellulaire qui environne le nerf, elle arrivera bientôt jusqu'au ganglion lombaire.

L'injection de ce ganglion peut aussi être obtenue de la façon suivante : le nerf sciatique étant mis à nu sur une certaine étendue de son trajet, on y répand du vermillon broyé très-fin en suspension dans quelques gouttes d'eau. On rapproche ensuite les parties par une suture, et, le lendemain ou le surlendemain, après avoir sacrifié l'animal, on trouve le ganglion lombaire rempli de vermillon.

Cette expérience ne démontre pas d'une façon aussi nette que la précédente l'origine de vaisseaux lymphatiques dans le tissu conjonctif du nerf. En effet, en découvrant le nerf sciatique on a nécessairement coupé des vaisseaux d'autres régions, et l'on peut supposer que c'est par leur ouverture béante que le vermillon est arrivé jusqu'au ganglion. Néanmoins on peut donner à la démonstration une plus grande rigueur si l'on répand la substance colorée dans la partie inférieure du nerf seulement. On peut observer en effet le lendemain, en découvrant la partie supérieure du cordon nerveux, les vaisseaux lymphatiques qui l'accompagnent, sous la forme de traînées rouges que l'on suit aisément depuis le tissu connectif où elles naissent jusqu'au ganglion où elles aboutissent.

C'est là, comme vous le voyez, une manière simple et facile de démontrer l'existence, la nature et le trajet des voies absorbantes du tissu conjonctif périfasciculaire.

En résumé, les vaisseaux lymphatiques ne pénètrent directement ni dans l'intérieur des faisceaux nerveux, ni dans l'épaisseur de la gaîne lamelleuse; ils existent dans le tissu conjonctif périfasciculaire seulement. Ils paraissent prendre naissance dans ce tissu par des orifices béants. Nous avons vu en effet qu'il n'est pas nécessaire que la pointe de

la canule pénètre jusqu'à un lymphatique pour qu'il s'injecte, puisque dans l'expérience dont je vous ai parlé en premier lieu il s'en est injecté à la distance de plus d'un centimètre du point où nous avons fait la piqûre. J'ajouterai même que la manière dont se fait, dans cette injection des vaisseaux lymphatiques du nerf sciatique du chien, la diffusion et la pénétration de la matière colorée est une preuve, indirecte à la vérité, mais la meilleure peut-être que l'on possède aujourd'hui, de l'ouverture des lymphatiques dans le tissu cellulaire.

On admet depuis longtemps comme probable cette communication des vaisseaux lymphatiques avec les interstices du tissu conjonctif diffus, en raisonnant par induction d'après ce que l'on connaît de la communication de ces vaisseaux avec les cavités séreuses. En effet, si, comme je l'ai démontré ailleurs, les cavités séreuses ne sont autre chose, au point de vue de l'anatomie générale, que des mailles du tissu conjonctif démesurément agrandies, on est en droit de supposer que, dans les mailles plus petites, c'est-à-dire dans les interstices du tissu conjonctif ordinaire, la communication avec le réseau lymphatique se fait de la même façon que dans ces grandes cavités séreuses où elle a pu être observée directement.

Comme cela ressort des faits, l'injection des lymphatiques par le tissu conjonctif périfasciculaire des nerfs vient donner un solide appui à cette manière de voir.

Nous avons maintenant à notre disposition un nombre suffisant de données anatomiques pour comprendre quelles sont les voies du plasma nutritif dans l'épaisseur des nerfs. Vous avez reconnu en effet que dans l'intérieur des faisceaux nerveux il existe des vaisseaux sanguins qui, se distribuant d'abord dans les lamelles intrafasciculaires, s'en dégagent après s'y être ramifiés en branches plus fines, et se dispo-

sent sous forme de réseau capillaire entre les tubes nerveux et en contact immédiat avec eux. Ces derniers se trouvent par conséquent renfermés dans un espace compris entre la gaîne lamelleuse d'une part, et les vaisseaux capillaires de l'autre.

Supposons, pour un moment, que les tubes nerveux soient absents de cette cavité. L'exsudat ou, si vous aimez mieux, le plasma nutritif, se dégageant des vaisseaux sanguins en passant à travers leurs parois, pénétrera dans l'espace compris entre eux et la gaîne lamelleuse, et commencera par remplir cet espace. Puis il passera à travers le système caverneux que constituent les lames de la gaîne, et, gagnant d'interstice en interstice les différents espaces séreux interlamellaires, il arrivera jusqu'au tissu périfasciculaire. Dans ce tissu, il sera absorbé par les vaisseaux lymphatiques qui y prennent leur origine, et ramené par les voies connues dans la circulation générale.

Reprenons maintenant l'examen des faits tels qu'ils se passent en réalité, les tubes nerveux étant en place. Nous aurons à considérer alors un espace limité par la gaîne lamelleuse d'une part, de l'autre par les tubes nerveux entourés de leurs gaînes de Schwann, par les vaisseaux sanguins et par les fibres connectives.

Cet espace est occupé par le plasma interstitiel, qui constitue le milieu dans lequel baignent les tubes nerveux. Il circule donc constamment autour de chacun d'eux un liquide sans cesse renouvelé, dans lequel ils peuvent puiser directement les éléments nutritifs et respiratoires nécessaires à leur activité fonctionnelle.

Il nous reste à nous demander comment, dans les tubes nerveux à myéline, ce plasma arrive jusqu'au cylindre-axe qui en est la partie la plus importante et la plus active. Comme nous le savons, la myéline qui l'entoure ne se laisse pas facilement pénétrer par les liquides. Aussi, cette cou-

che impénétrable est-elle interrompue de distance en distance au niveau des étranglements.

Le traitement des nerfs par le nitrate d'argent et par quelques autres réactifs nous a montré, en effet, que ces étranglements constituent la voie colloïde par laquelle les liquides arrivent facilement jusqu'au cylindre-axe. C'est par leur intermédiaire que le tube nerveux, baigné dans la lymphe, subit les échanges nécessaires à sa vie et à son fonctionnement.

Les étranglements annulaires ont donc, au point de vue physiologique, le rôle de faciliter la nutrition, qui sans eux serait difficile et peut-être même impossible.

Les faits que j'ai eu l'occasion de vous montrer jusqu'à présent justifient suffisamment cette assertion. Je vais y ajouter les résultats d'une expérience intéressante dont vous allez être témoins.

Chez un lapin vivant, attaché sur une planchette, nous dénudons le nerf sciatique sur une étendue d'un à deux centimètres ; nous écartons les lèvres de la plaie de manière à en former une sorte de coupe, au fond de laquelle se trouve situé le nerf. Nous dégageons ce dernier de façon à l'isoler dans tout son pourtour sur une certaine longueur, Les choses étant ainsi disposées, nous versons dans cette cavité de l'eau portée à la température de l'animal, en ayant soin de ne pas la faire tomber directement sur le cordon nerveux. Celui-ci se trouve ainsi dans un bain d'eau que l'on renouvelle sans cesse, d'une part pour empêcher le refroidissement et écarter ainsi un élément qui compliquerait l'appréciation de l'expérience, d'autre part pour être bien assuré que le bain demeure réellement aqueux. En effet, si l'on ne versait sur le nerf que la quantité d'eau que peut contenir l'espace compris entre les parois musculaires, il s'opérerait bientôt une diffusion de cette eau dans les tissus voisins, qui céderaient en échange une partie de leur plasma, de sorte que

le nerf serait baigné, non plus dans l'eau, mais dans un mélange à proportions variées d'eau et de sérum sanguin.

Lorsqu'il a été soumis pendant vingt minutes à cette irrigation, le nerf a perdu toutes ses propriétés. L'excitation électrique ou mécanique du segment irrigué ne produit plus ni douleur ni mouvement, tandis qu'au-dessus de cette région le nerf est encore sensible, et qu'au-dessous il est encore moteur.

DIX-SEPTIÈME LEÇON

(6 FÉVRIER 1877)

Action de l'eau sur un nerf dénudé. — Dégénération et régénération des nerfs sectionnés.

Action de l'eau sur un nerf de grenouille dénudé. Précautions à prendre pour constater que le nerf a réellement perdu ses propriétés. — Une portion de nerf qui a perdu ses propriétés excito-motrices peut encore transmettre à la portion du nerf restée saine une action électrique qui détermine son excitation. Expérience comparative avec un fil de lin. Décharge dérivée.

Étude comparée de l'action de l'eau pure et de l'eau salée sur un nerf dénudé. — Résultats physiologiques. — Altération anatomique des tubes nerveux. Refoulement de la myéline. Gonflement et striation longitudinale du cylindre-axe. — Dégénération du segment périphérique.

MODIFICATIONS QUI SE PRODUISENT DANS LES NERFS SECTIONNÉS. — DÉGÉNÉRATION ET RÉGÉNÉRATION. — *Historique.* — Fontana, J. Müller et Sticker, Longet, Nasse, Waller. — Opinions de Lent et Hjelt, de Schiff, Philippeaux et Vulpian. — Seconde opinion de Vulpian.

La suture du nerf divisé peut-elle empêcher la dégénération? — Expérience à ce sujet.

MESSIEURS,

Dans l'expérience par laquelle nous avons terminé notre dernière leçon, vous avez pu constater qu'au bout de quelques minutes d'irrigation, lorsque l'eau a commencé à exercer son action sur le nerf, elle y a déterminé une excitation qui s'est traduite par des mouvements convulsifs de la patte correspondante ; puis, ces mouvements ont cessé de

se produire, et l'irritabilité du nerf a diminué progressivement. Il a fallu des courants de plus en plus forts pour amener des mouvements dans la patte correspondante. Enfin, au bout de vingt minutes, l'irritabilité a été complétement détruite; le nerf est devenu insensible aux excitations mécaniques et aux excitations électriques ordinaires.

Cependant, vous avez remarqué qu'en employant un courant très-fort on déterminait encore des mouvements. Nous allons trouver l'explication de ce fait qui vous a frappés en répétant l'observation sur la grenouille.

L'expérience est beaucoup plus simple chez cet animal que chez le lapin. Pour la réaliser, il nous suffit, en effet, après avoir dénudé largement un des nerfs sciatiques, de plonger la grenouille tout entière dans l'eau. Nous n'avons pas à nous inquiéter de la température, puisque la grenouille est un animal à sang froid. Au bout d'une heure d'immersion, ce nerf est dans le même état que le sciatique du lapin après vingt minutes d'irrigation. Il n'est plus excitable ni par les agents mécaniques ni par l'électricité, du moins avec des courants faibles. Si, au contraire, j'emploie un courant fort, vous voyez que la patte présente des mouvements caractéristiques.

Une seconde expérience va nous rendre compte de cette différence. Je dénude l'autre nerf sciatique de cette grenouille, qui est resté parfaitement intact et normal. Je le sectionne à sa partie supérieure, et, en excitant le segment périphérique, je constate qu'il a conservé ses propriétés motrices. Saisissant alors ce segment avec une pince par son extrémité, j'en résèque une portion de deux centimètres environ de longueur. Cela fait, je place l'extrémité de ce tronçon ainsi isolé en contact avec celle du segment resté en place, de telle façon qu'elles se croisent sur une longueur de deux ou trois millimètres, et je les attache l'une à l'autre au moyen

d'un fil de lin. Il est évident que ce tronçon rattaché latéralement au segment périphérique du nerf ne peut plus lui transmettre l'incitation nerveuse, et nous le constatons du reste en l'irritant mécaniquement. Cependant, si j'excite ce tronçon avec un courant d'induction interrompu d'une intensité moyenne en lui appliquant les deux électrodes de la pince électrique E (fig. 20), vous voyez se produire des mouvements dans la patte. Bien plus, si j'applique les électrodes sur le fil qui m'a servi à faire la ligature, après l'avoir mouillé et en le tenant tendu, vous voyez encore les

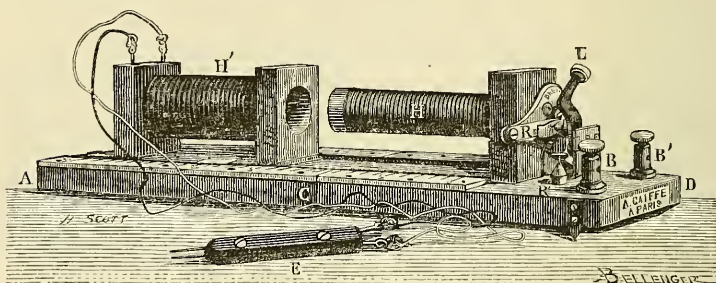


Fig. 20. — Petit appareil d'induction pour l'excitation des muscles et des nerfs.

mouvements se produire; je puis même les obtenir, comme vous le constatez, en plaçant les électrodes sur le fil à une distance de plus de dix centimètres, si j'emploie un courant fort. Si, au lieu d'un fil de lin, nous mettons en communication avec le nerf un fil métallique, nous voyons encore se manifester des mouvements dans la patte en appliquant les électrodes sur ce fil à un mètre et plus de distance. Ce phénomène est bien connu des physiciens qui le désignent sous le nom de *décharge dérivée.*

L'excitation électrique peut donc arriver à un nerf autrement que par l'application directe des électrodes, et cela nous explique le fait que nous avons constaté sur les nerfs

altérés par l'eau, à savoir que, quand ils étaient complétement inexcitables par action mécanique ou par les courants ordinaires, un courant fort appliqué sur le segment irrigué déterminait encore des mouvements dans la patte correspondante. L'excitation était transmise jusqu'à la partie du nerf restée saine par le segment que l'immersion avait altéré et qui se comportait simplement comme un bon conducteur de l'électricité, à la manière du fil de lin mouillé sur lequel je viens de vous faire constater le phénomène.

Nous avons repris et étendu l'expérience dont nous vous avons montré les résultats à la fin de la dernière leçon. Chez un lapin, nous avons dénudé les deux nerfs sciatiques et nous les avons irrigués en même temps, l'un avec de l'eau pure à 36° centigrades, l'autre avec de l'eau salée à 5 pour 1000, portée à la même température.

L'eau salée à ce degré de concentration peut être considérée comme un milieu très-favorable pour conserver pendant un certain temps aux tissus leurs propriétés vitales. C'est un fait qui est bien connu des histologistes. Vous savez que Cohnheim, en remplaçant le sang d'une grenouille par de l'eau salée à 1 pour 200, put maintenir l'animal en vie pendant plusieurs jours. L'année dernière, vous avez remarqué que nous nous sommes servis d'une solution de sel marin au même degré de dilution pour y plonger l'estomac de la grenouille à l'effet d'en étudier les contractions. Nous l'avons employée également pour l'étude des cellules à cils vibratiles, qui ont continué d'y vivre et d'y mouvoir leurs cils pendant plusieurs jours. Il était intéressant de savoir quelle action ce liquide exercerait sur les nerfs.

Au bout de vingt minutes, nous avons essayé les deux nerfs avec un courant électrique de moyenne intensité. Le nerf irrigué par l'eau avait perdu toutes ses propriétés;

celui qui se trouvait dans l'eau salée était parfaitement excitable. Nous avons continué à irriguer ce dernier, et au bout d'une heure son excitabilité était encore conservée.

A ce moment, nous avons recueilli les deux nerfs et nous les avons placés dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100, pour les dissocier ensuite et observer les altérations subies par les tubes nerveux.

Je dois vous dire en premier lieu que le nerf irrigué par l'eau salée nous a présenté des modifications histologiques à peu près semblables à celles produites par l'eau pure, bien que nous ayons pu prolonger l'action de l'eau salée pendant un temps plus long sans déterminer la perte des propriétés.

Étudions maintenant de plus près ces altérations, en commençant par celles qui ont été déterminées au moyen de l'immersion dans l'eau pure. Si nous examinons à un faible grossissement, après l'avoir dissocié, le nerf qui a été soumis pendant vingt minutes à l'action de l'eau, nous serons avant tout frappés de ce fait que les étranglements annulaires sont remplacés sur les tubes nerveux par des espaces clairs dépourvus de myéline; l'aspect de ces tubes diffère donc notablement de celui des tubes normaux. Si nous analysons cette différence en employant un grossissement de 300 à 400 diamètres, nous remarquerons que les étranglements sont moins accusés qu'à l'état normal ; sur quelques points, ils sont réduits à un sillon circulaire à peine marqué; dans d'autres, ils sont complétement effacés et même quelquefois remplacés par un renflement. Des deux côtés de l'étranglement, la myéline est refoulée à une certaine distance, de telle sorte que le cylindre-axe se reconnaît nettement à ce niveau. Autour de lui se montre une matière granuleuse, formée en partie par le liquide qui a pénétré dans le tube, en partie par des granulations albuminoïdes,

et par quelques granulations semblables à celles que donne la myéline sous l'influence de l'eau.

Dans la longueur du segment interannulaire, le tube nerveux a subi également des modifications importantes. Les incisures de Schmidt, qui, à l'état normal, se montrent sous la forme de fines stries obliques, sont notablement élargies, et par conséquent beaucoup plus distinctes. A leur niveau, la myéline est écartée de la gaîne de Schwann, de sorte que son contour dessine des festons concaves, au-dessus desquels la gaîne membraneuse trace une bordure rectiligne. Quelquefois même cette disposition est encore exagérée. Le protoplasma des incisures a subi sous l'influence de l'eau un gonflement plus considérable, de sorte que, refoulant d'une part la myéline et de l'autre la gaîne de Schwann, il forme à ce niveau autour de la fibre un véritable bourrelet. Ce bourrelet se traduit sur la coupe optique par une saillie de la gaîne de Schwann, au-dessous de laquelle la bordure de myéline est interrompue par un petit cercle incolore.

Dans les espaces clairs qui se trouvent de chaque côté de l'étranglement, outre les granulations dont nous avons parlé, on observe fréquemment des vacuoles. Pour bien les reconnaître, il importe de ne pas ajouter de la glycérine. L'observation devra en être faite dans l'eau, immédiatement après la dissociation que l'on aura pratiquée à la suite d'un séjour convenable du nerf dans l'acide osmique. Examinées ainsi, ces vacuoles, qui possèdent des dimensions variées, montrent nettement leurs caractères distinctifs; elles sont obscures quand on éloigne l'objectif, claires quand on le rapproche.

Lorsque l'action de l'eau est plus complète, le cylindre-axe éprouve des deux côtés de l'étranglement un gonflement notable.

L'eau a donc pénétré dans le tube nerveux par l'étranglement annulaire, en refoulant la myéline, à laquelle elle a peut-être emprunté quelques-unes de ses parties ; puis le cylindre-axe, se trouvant dans un milieu de plus en plus aqueux, s'est gonflé de manière à remplir tout l'espace que lui permettent d'occuper, dans la partie d'où la myéline a été chassée, la gaîne de Schwann et le protoplasma qui la double.

Le nerf qui a baigné dans l'eau salée pendant une heure nous montre des modifications à peu près semblables, mais beaucoup plus nettes. Nous y constatons en outre un phénomène curieux que nous n'avons pas remarqué sur les nerfs traités par l'eau pure. A la période où le cylindre-axe commence seulement à se gonfler et où il existe encore autour de lui un espace clair, il présente des stries longitudinales très-nettes (fig. 3 et 4, Pl. IV). Même plus tard, quand il s'est gonflé complétement, ces stries sont encore très-visibles, bien que plus distantes les unes des autres (fig. 5, Pl. IV). Vous voyez que cette expérience présente de l'intérêt, non seulement au point de vue de l'anatomie pathologique, mais aussi au point de vue de l'histologie proprement dite, puisqu'elle permet de reconnaître, d'une façon parfaitement précise, la striation longitudinale du cylindre-axe.

Les modifications que présentent les tubes nerveux sous l'influence de l'eau pure et sous celle de l'eau salée sont donc à peu près les mêmes. Comment se fait-il qu'avec des altérations en apparence semblables les propriétés du nerf aient été abolies dans un cas, tandis qu'elles étaient parfaitement conservées dans l'autre? Nous pouvons, à ce sujet, faire deux hypothèses : la première, c'est que l'eau salée, diffusant plus lentement dans le nerf, n'avait pas encore exercé son action sur tous les tubes nerveux, et qu'il en restait par conséquent intact un nombre suffisant pour conserver au nerf son excitabilité motrice. La seconde, c'est

que le gonflement du cylindre-axe ne l'altère pas de façon à le rendre impropre à sa fonction, et que l'eau pure doit y produire, outre le gonflement, une autre altération plus profonde et qui se soustrait en partie à notre observation.

Pour choisir entre ces deux hypothèses, nous avons fait une nouvelle expérience : nous avons irrigué le nerf sciatique d'un lapin avec de l'eau salée pendant 5 heures. Au bout de ce temps, nous avons constaté que l'irritabilité était parfaitement conservée et que le nerf répondait soit aux excitations mécaniques, soit aux excitations électriques. Puis, l'animal a été sacrifié, et son nerf recueilli dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100, qui l'a fixé dans sa forme. L'ayant ensuite dissocié, tous les tubes nerveux que nous avons soumis à l'examen nous ont montré des altérations très-prononcées. Au niveau des étranglements, les cylindres-axes étaient gonflés et striés. Nous devons donc rejeter la première hypothèse et admettre que l'eau salée, tout en pénétrant dans les étranglements et en gonflant les cylindres-axes, n'en altère pas les parties essentielles, de sorte qu'ils ne sont pas désorganisés et peuvent toujours servir de conducteurs au fluide nerveux.

L'eau pure, au contraire, détermine des lésions profondes et durables. Si, après une irrigation de vingt minutes, on rapproche les lèvres de la plaie par des sutures, et qu'ensuite au bout de trois jours on essaye le nerf au point de vue de ses fonctions, on constate que le segment inférieur, celui qui était situé au-dessous de la partie irriguée et qui, immédiatement après l'expérience, avait conservé ses propriétés, est maintenant dépourvu de tout pouvoir excito-moteur sur toute son étendue. En l'examinant après l'avoir soumis à l'action de l'acide osmique, nous remarquons qu'il s'y est produit des modifications absolument semblables à celles qui se manifestent dans le bout périphérique

d'un nerf sectionné. L'eau a donc interrompu la conduction d'une manière durable, comme l'aurait fait la section par un instrument tranchant.

Cette expérience me servira de transition pour arriver à vous parler des modifications qui surviennent dans un nerf, lorsque par une section transversale on l'a séparé de ses centres trophiques.

MODIFICATIONS DES NERFS SECTIONNÉS. — DÉGÉNÉRATION ET RÉGÉNÉRATION.

Dès que l'on a coupé un nerf mixte, le segment inférieur ne possède plus de sensibilité, c'est-à-dire que, si on l'excite mécaniquement ou par l'électricité, l'animal ne manifeste pas de douleur; mais il a conservé toute sa motricité, c'est-à-dire que sous l'influence des excitations du nerf les muscles auxquels il se distribue se mettent en mouvement. Au bout d'un temps variable, ce nerf perd sa motricité; puis, au bout d'un temps variable aussi, et cela suivant des conditions que nous étudierons, il reprend ses propriétés motrices et sa sensibilité.

Il y a donc à considérer, dans ce qui se passe à la suite d'une section transversale d'un nerf, deux phases distinctes : la première, où le nerf perd ses propriétés, la seconde, où il les reprend. Ces deux périodes ont été désignées sous le nom de période dégénérative et de période régénérative. Je m'occuperai séparément de chacune d'elles, quoiqu'elles empiètent pour ainsi dire l'une sur l'autre et que les phénomènes histologiques dits de dégénération continuent encore à se produire quand la régénération est déjà faite.

Je commencerai par étudier la dégénération des nerfs à la suite des sections transversales.

La perte des fonctions d'un nerf séparé de son centre est connue depuis la fin du siècle dernier. En 1775, Fontana[1], ayant coupé le nerf sciatique chez plusieurs animaux de diverses espèces, constata qu'après un certain temps l'excitation du nerf ne déterminait plus de mouvements dans la patte correspondante au nerf sectionné, tandis que les muscles de cette patte se contractaient encore quand on les excitait directement.

Jean Müller et Sticker[2] ont repris l'expérience de Fontana et ont reconnu comme lui que l'excitation du segment périphérique du nerf sectionné ne détermine plus, quelques semaines après la section, les mouvements des muscles qui en dépendent, tandis qu'ils se contractent encore sous l'influence d'une excitation directe.

En 1841, Longet[3] essaya de déterminer exactement le temps au bout duquel le segment périphérique perd ses propriétés, et arriva à conclure que c'était quatre jours après la section. Ses expériences ont porté sur quatorze chiens et deux lapins, mais il est probable qu'il a surtout tenu compte de celles qu'il a faites sur les chiens. Le mérite de Longet a été de montrer qu'il faut faire des expériences successives pour arriver à déterminer le moment exact où l'excitabilité du nerf est abolie; mais il est singulier qu'avec cette excellente méthode il soit arrivé à indiquer, comme un fait général, cette durée de quatre jours. En effet, ainsi que nous le verrons bientôt, parmi les animaux sur lesquels on opère habituellement dans nos laboratoires, le chien est le seul

[1] Fontana. *Ricerche filosofiche sopra la fisica animale*. Florence, 1775, in-4°. Ce mémoire ne se trouvant ni à la bibliothèque de la Faculté de médecine ni à celle du Muséum d'histoire naturelle, nous le citons d'après Brown-Séquard, *Journal de la Physiologie*, t. II, p. 75.

[2] J. Müller. *Manuel de Physiologie*, édit. française, t. I, p. 551 et suiv.

[3] Longet. *Recherches expérimentales sur les conditions nécessaires à l'entretien et à la manifestation de l'irritabilité musculaire*. Paris, 1841, p. 10.

chez lequel la perte des propriétés du segment périphérique du nerf sectionné survienne après ce laps de temps.

Nasse[1] est le premier qui ait étudié au microscope les altérations qui se produisent dans le segment périphérique d'un nerf sectionné. Ses expériences ont porté sur la grenouille et sur le lapin. Il a constaté, comme Fontana, que l'excitabilité du nerf avait disparu alors que les muscles avaient conservé leur irritabilité, et il a reconnu que, dans les nerfs qui ont perdu leurs propriétés, les tubes nerveux présentent des altérations progressives consistant en une segmentation de la myéline et la production de granulations graisseuses qui se fondraient les unes dans les autres, de manière à former des gouttes. D'après lui, ces gouttelettes graisseuses seraient toujours plus abondantes au voisinage de la section que dans les parties périphériques du nerf. Je ne m'arrêterai pas plus longtemps aux recherches de cet auteur. Il faut arriver jusqu'aux travaux d'Auguste Waller, en 1852[2], pour voir cette question faire un notable progrès.

Waller a prouvé que ce n'est pas toujours le bout périphérique d'un nerf sectionné qui est altéré ; dans certaines conditions, c'est au contraire le bout central. Ayant pratiqué la section des deux racines d'un nerf avant leur réunion, il constata que la racine motrice était altérée dans le segment périphérique et normale dans le segment central. La racine sensitive, au contraire, était altérée dans le segment central, tandis que son segment périphérique, celui qui était resté uni au ganglion, était resté normal. Il conclut de cette observation que le ganglion est le centre tro-

[1] Nasse. *Ueber die Verænderungen der Nervenfasern nach ihrer Durchschneidung*, Müller's Archiv, 1839, p. 413.

[2] Waller, *Sur la reproduction des nerfs et sur la structure et les fonctions des ganglions spinaux*. Archives de Müller, 1852, p. 392. (Bien que publié dans un recueil allemand, ce mémoire est en langue française.)

phique du nerf sensitif, et il put arriver à formuler cette loi générale de la dégénération : *un tube nerveux dégénère lorsqu'il est séparé de son centre trophique.* La découverte des centres trophiques a été une des plus importantes pour l'histologie et pour la physiologie du système nerveux.

Quant à la nature du processus histologique intime, Waller admet que, dans un nerf séparé de son centre, les tubes nerveux disparaissent complétement, et que, dans la régénération, il se forme des fibres nerveuses nouvelles qui n'empruntent rien aux anciennes.

Depuis Waller, un grand nombre d'observateurs se sont occupés de cette question : parmi eux, je vous signalerai Bruch, Lent, Hjelt, Eulenburg et Landois, Schiff, Philippeaux et Vulpian, Neumann, Erb, Hertz, Laveran, Cossy et Dejérine, Engelmann.

J'arrêterai provisoirement à 1872 la revue historique que je vais faire des opinions de ces auteurs, me réservant de la compléter plus tard ; vous en comprendrez bientôt la raison.

Tous les histologistes qui se sont occupés des altérations qui se produisent dans le segment périphérique d'un nerf mixte sectionné sont d'accord sur un point fondamental : la myéline se transforme en boules et finit par disparaître. Cependant je dois faire une exception pour Neumann, dont je vous dirai dans un instant la manière de voir.

Il n'en est pas de même en ce qui regarde la membrane de Schwann et le cylindre-axe. A leur sujet, nous avons à enregistrer une première opinion, celle de Waller. D'après cet observateur, ils disparaissent progressivement comme la myéline, et, à la fin du processus, le tube nerveux a été également résorbé dans toutes ses parties.

D'après une seconde opinion, qui a été soutenue par

Lent[1] et Hjelt[2], le cylindre-axe dégénère et se résorbe finalement comme la myéline; la membrane de Schwann persiste seule.

Schiff[3], Philippeaux et Vulpian[4] croient au contraire que le cylindre-axe résiste à la dégénération pendant toute la durée du processus, et que la myéline seule dégénère et disparaît.

J'arrive à la quatrième et dernière opinion, celle de Neumann[5]. La manière de voir de cet histologiste est assez singulière. D'après lui, la disparition du cylindre-axe et de la myéline n'est qu'une apparence; en réalité, ils sont conservés l'un et l'autre, et la dégénération consiste en ce que, la myéline perdant ses caractères spéciaux, il se produit entre elle et le cylindre-axe une fusion telle qu'on ne peut plus les distinguer l'un de l'autre. Lors de la régénération, la myéline reprend ses caractères et se différencie de nouveau du cylindre-axe, qui reprend les siens, de sorte que ces deux éléments sont de nouveau visibles dans la fibre, qu'ils n'avaient jamais abandonnée.

Je ne dois pas quitter ce sujet sans vous dire que M. Vulpian[6] a changé d'opinion. Autrefois, dans son travail en collaboration avec M. Philippeaux, il avait admis la manière de voir de Schiff, à savoir que le cylindre-axe est conservé, en même temps que la membrane de Schwann.

[1] Lent. *Zeitschr. f. wissenschaftliche Zoologie*, t. VII, p. 145.

[2] Hjelt. *Ueber die Regeneration der Nerven.* Virchow's Archiv, t. XIX, p. 352.

[3] Schiff. *Arch. des Vereins f. gemeinschaftliche Arbeiten*, t. I. (Comme nous n'avons pas pu nous procurer ce mémoire, nous le citons d'après Neumann, *Arch. der Heilkunde*, t. IX, 1868, p. 194.)

[4] Philippeaux et Vulpian. *Recherches expérimentales sur la régénération des nerfs séparés des centres nerveux.* — Mém. de la Soc. de Biologie, 1859, p. 343.

[5] Neumann. *Degeneration und Regeneration nach Nervendurchschneidungen.* Archiv, für Heilkunde, t. IX, 1868, p. 201.

[6] Vulpian. *Recherches relatives à l'influence des lésions traumatiques des nerfs sur les propriétés physiologiques et la structure des muscles.* Arch. de physiologie, 1871, t. IV, p. 745.

En examinant plus attentivement les faits, M. Vulpian s'est convaincu que le cylindre-axe disparaît et que ce qui reste dans l'intérieur de la fibre ne correspond pas à cet élément. Cherchant la cause de son erreur antérieure, M. Vulpian crut reconnaître, en considérant de plus près les tubes nerveux normaux du chien, du lapin, du cochon d'Inde, que chacun de ces tubes possède deux membranes distinctes : la gaîne de Schwann et une gaîne extérieure à celle-ci, qu'il désigne sous le nom de périnèvre. Il y a là, je dois vous le dire de suite, une double erreur : une erreur de nom, car l'expression de périnèvre, employée par M. Robin pour désigner la gaîne lamelleuse, ne saurait s'appliquer à une enveloppe quelconque d'un tube compris dans un faisceau nerveux ; une erreur de fait, car la double enveloppe des tubes nerveux que j'avais signalée antérieurement chez les raies et chez les torpilles n'existe pas chez le chien, le chat, le lapin, le rat, le cochon d'Inde, en un mot chez aucun des mammifères que j'ai pu étudier.

M. Vulpian ajoute que, dans ses anciennes observations, alors qu'il ne soupçonnait pas l'existence de la seconde enveloppe des tubes nerveux, il avait pris pour le cylindre-axe la gaîne de Schwann revenue sur elle-même dans l'intérieur du tube formé par la seconde gaîne; mais qu'aujourd'hui il a pu se convaincre que le cylindre-axe disparaît réellement dans le processus dégénératif qui survient dans le segment périphérique d'un nerf sectionné.

Il y a quelques années, après avoir fait sur la structure des tubes nerveux des recherches dont je vous ai exposé les résultats dans les leçons précédentes, j'ai été conduit à m'occuper également des modifications qui surviennent dans les nerfs sectionnés. J'aurai l'occasion, par la suite, de vous rendre compte de mes observations à ce sujet et d'y ajouter de nouveaux faits.

Ma manière de voir, qui diffère de celle des auteurs précédents, surtout en ce qui regarde la signification du processus dégénératif, a rencontré des contradicteurs, auxquels je devrai répondre dans le cours de cette description. Mais examinons d'abord les faits, la discussion trouvera sa place chemin faisant.

Une première question que je dois aborder, je dirai même une question préalable à l'examen du processus dégénératif, est celle-ci : Ce processus a-t-il lieu nécessairement ? Un nerf séparé de son centre trophique subit-il toujours la dégénération ?

Il y a longtemps que Bruch et Schiff[1] ont soutenu que la dégénération n'était pas absolument inévitable, et que, si les segments sont suffisamment rapprochés, il se produit une réunion par première intention.

Plus tard, Laugier[2] publia une observation relative à la suture d'un nerf, suivie presque immédiatement du rétablissement fonctionnel. Nélaton[3] en publia une semblable.

Pour faire la critique de ces observations, Eulenburg et Landois[4] s'adressèrent à l'expérimentation. Ils pratiquèrent sur les nerfs qu'ils venaient de diviser une suture qui en affrontait exactement les extrémités. Dans toutes leurs expériences, ils trouvèrent le segment périphérique dégénéré dans toute son étendue.

Je ne vous entretiendrais pas plus longtemps de cette question, qui semblait jugée, s'il n'avait paru l'année dernière un nouveau travail expérimental sur la réunion immédiate des nerfs suivie du retour fonctionnel. L'auteur de ce travail, M. Bakowiecki[5], prétend que si, au lieu d'un fil de

[1] Schiff, *loco citato*.
[2] Laugier. Acad. des Sciences, Comptes rendus, 20 juin 1864.
[3] Nélaton. Société de chirurgie, 22 juin 1864.
[4] Eulenburg et Landois. *Berliner Klin. Wochenschrift*, 1865, n°s 45 et 46.
[5] Bakowiecki. *Zur Frage vom Verwachsen der peripherischen Nerven.* Archiv für microsc. Anatomie, t. XIII, 1876, p. 420.

lin ou de soie, on emploie pour faire la suture le *catgut* de Lister, c'est-à-dire de la corde de violon phéniquée, on obtient la réunion par première intention et le rétablissement immédiat de la fonction du nerf.

J'ai répété cette expérience. Après avoir dénudé, chez un lapin, le nerf sciatique, j'y ai passé avec une aiguille courbe une anse de fil de *catgut;* puis j'ai pratiqué la section du nerf à cet endroit, d'un seul coup, avec un bistouri très-tranchant, de manière à obtenir des surfaces de section bien nettes; ensuite j'ai fait la ligature. Les deux lèvres de la plaie étaient parfaitement en contact, et je devais espérer une réunion immédiate, si elle était possible, car j'avais pris en outre les plus grandes précautions pour éviter la suppuration.

La plaie faite à la peau s'est réunie par première intention, et, au bout de dix jours, en découvrant le nerf, on a pu constater que la réunion des parties profondes était complète et qu'il n'y avait pas eu d'inflammation suppurative. Le fil de catgut était encore en place, emprisonné dans un tissu inflammatoire qui déterminait un gonflement à ce niveau. Entre les deux segments du nerf on ne pouvait distinguer de tissu cicatriciel. La réunion du cordon nerveux par première intention était donc aussi parfaite qu'on pouvait le souhaiter; restait à savoir s'il y avait eu également réunion des tubes nerveux et rétablissement de la fonction. Nous avons excité le nerf au-dessous du point sectionné, avec une pince, sans obtenir aucun effet; nous avons essayé ensuite d'un courant interrompu faible, sans produire aucun mouvement dans la patte et sans observer aucune trace de sensibilité chez l'animal. En portant au contraire l'excitation soit électrique, soit mécanique, sur le segment central, au-dessus du bourgeon de réunion, nous avons constaté que la sensibilité était mise en jeu, mais que la patte ne

faisait aucun mouvement. Aucune excitation ne passait donc à travers la cicatrice ; la fonction du nerf n'était pas restaurée.

Nous avons alors enlevé le segment nerveux en le coupant à deux centimètres au-dessus et à deux centimètres au-dessous de la cicatrice, et nous l'avons plongé dans une solution d'acide osmique à 1 pour 200. Après un séjour de vingt-quatre heures dans ce réactif, les deux portions du nerf étaient devenues absolument noires, et entre elles se montrait une mince lame de tissu qui n'avait pas noirci aussi fortement. Je vous montre ici ce nerf ; comme il y a déjà plus d'un mois qu'il est conservé dans l'alcool, dans lequel la réduction de l'osmium a continué, le tissu cicatriciel a noirci, et vous ne reconnaîtrez plus aujourd'hui la ligne de séparation, devenue aussi noire que le reste, qu'à une souplesse un peu plus grande du nerf en ce point.

L'examen du segment périphérique nous a montré qu'il était absolument dégénéré.

Cette expérience contredit donc les résultats annoncés par M. Bakowiecki. Pour la réussir, j'ai pris les précautions les plus minutieuses, j'ai opéré dans les conditions les plus favorables. La réunion du nerf divisé paraissait complète, et cependant son segment périphérique a dégénéré aussi complétement que si l'on n'y avait pas fait de suture. Dès lors je suis conduit à penser qu'il s'est glissé quelque cause d'erreur dans les expériences de M. Bakowiecki. Mais, pour porter un jugement définitif sur ses recherches, il faut attendre qu'il ait publié un travail plus complet, car c'est une simple note de quelques pages qui relate les résultats dont nous venons de faire la critique expérimentale.

DIX-HUITIÈME LEÇON

(8 FÉVRIER 1877)

Dégénération des nerfs sectionnés.

Modifications physiologiques qui se produisent dans le segment périphérique des nerfs sectionnés. — Perte des propriétés. — Période variable après laquelle elle se produit, suivant les animaux (chien, lapin, cochon d'Inde, rat, pigeon, grenouille, plagiostomes), suivant l'âge, la vigueur, l'état de santé.

Modifications histologiques. — La dégénération du segment périphérique ne ressemble en rien à l'altération cadavérique du tube nerveux. — Modifications qui se montrent aux extrémités sectionnées dans les premières heures après la section. Gonflement des tubes. Opacité de la myéline. Cellules contenant des boules de myéline.

MESSIEURS.

A la fin de la dernière leçon, je vous ai rendu compte d'une expérience que nous avons faite pour nous assurer si dans un nerf sectionné, dont les deux segments sont réunis exactement par une ligature, le segment périphérique peut échapper à la dégénération. Cette expérience nous a conduits, contrairement aux conclusions de l'auteur aux indications duquel nous nous étions conformés, à reconnaître que le segment périphérique dégénère dans ce cas tout aussi complétement qu'après une section simple sans suture.

Notre résultat a par conséquent été négatif, ou plutôt il a été positif en ce sens qu'il confirme les recherches antérieures d'Eulenburg et Landois.

Je reprends l'exposé des phénomènes qui se produisent après la section transversale d'un nerf. Au fur et à mesure que j'avancerai dans cet exposé, je discuterai les différentes opinions qui ont été émises, d'une part sur la perte des propriétés physiologiques du nerf, et de l'autre sur sa dégénération histologique ; je soumettrai mes opinions à la même critique que celles des autres auteurs, comme vous pourrez, du reste, en juger.

Entrons immédiatement dans le domaine des expériences, et considérons d'abord ce qui a trait à la perte des propriétés du nerf.

Première expérience : Prenons un chien, un lapin, un cochon d'Inde, un rat, une grenouille, un pigeon, en ayant soin que ces animaux soient jeunes adultes, vigoureux et en bon état de santé. Chez tous ces animaux, coupons le nerf sciatique à sa partie moyenne ou plutôt un peu plus haut, afin d'avoir à notre disposition un segment périphérique d'une plus grande longueur. Vingt-quatre heures après, faisons l'essai des nerfs sectionnés chez ces différents animaux, afin de rechercher quel est l'état des propriétés physiologiques du segment central et du segment périphérique. Nous constaterons que, chez tous, l'excitabilité motrice est conservée dans le segment périphérique, et que dans le segment central la sensibilité est également intacte.

Ce premier fait constaté, occupons-nous avec plus de détail de ce qui se passe après les vingt-quatre premières heures chez le lapin. Je choisis cet animal, parce que c'est celui qui sert le plus habituellement aux observations de ce genre. Reprenons avec plus de soin l'épreuve expérimentale de l'excitabilité motrice du bout périphérique, en employant

à cet effet l'appareil d'induction à chariot (fig. 20, p. 264), dont vous nous avez vus nous servir plusieurs fois ici, et qui nous permet, par l'éloignement des deux bobines, de diminuer à volonté l'intensité du courant d'induction interrompu que nous appliquerons. Dénudons le nerf sciatique du côté opposé et sectionnons-le environ à la même hauteur que le premier. Puis, opérons sur les deux segments périphériques, celui qui est sectionné depuis vingt-quatre heures et celui qui vient d'être coupé, afin de savoir lequel est le plus excitable. Il faut avoir soin, en faisant cette expérience, d'attendre quelques minutes après la section du nerf, afin qu'il soit reposé de la secousse que cette section y a déterminée. Vous remarquerez, en effet, qu'au moment où l'on coupe le nerf, les muscles de la patte correspondante sont agités convulsivement pendant un temps dont la durée varie un peu suivant les animaux et suivant la manière dont la section a été pratiquée. Il est évident que les résultats comparatifs que l'on pourrait obtenir pendant cette période ne seraient pas concluants.

Quel est, des deux nerfs, le plus excitable ? Les auteurs ne s'entendent guère sur cette question ; d'après les uns, c'est le nerf qui vient d'être coupé, tandis que les autres soutiennent au contraire que c'est celui qui est sectionné depuis la veille.

En expérimentant avec tout le soin possible, nous servant pour cela des moyens que nous venons d'indiquer et qui sont du reste ceux généralement employés aujourd'hui, nous verrons qu'il est très difficile de se former une opinion sur ce point. Nous avons fait l'observation sans parti pris et avec la plus entière bonne foi, et il nous a semblé que c'était le nerf coupé depuis vingt-quatre heures qui était le plus excitable. Dans quelques expériences cependant, nous avons cru constater l'inverse. C'est que rien n'est plus

difficile et plus délicat que d'apprécier l'irritabilité d'un nerf. Le résultat, c'est-à-dire le mouvement de la patte obtenu par l'application des électrodes avec un certain écartement des deux bobines (tandis qu'avec le même écartement, l'excitation appliquée au nerf du côté opposé ne fait pas mouvoir la patte correspondante), dépend en premier lieu de l'intensité de l'excitant qui n'est pas constante pour le même écartement des bobines, attendu que le courant de la pile n'est lui-même pas rigoureusement constant. Il dépend en outre de la manière dont on applique les deux fils de platine qui terminent la pince électrique; ils peuvent être appuyés plus ou moins fortement, dans une direction ou dans une autre, à un endroit plus ou moins humecté, toutes conditions qui viennent modifier le résultat de l'examen comparatif que l'on entreprend. Nous ne possédons pas aujourd'hui de méthode certaine et tant soit peu rigoureuse pour apprécier le degré d'excitabilité des nerfs, chez les animaux à sang chaud; aussi devons-nous nous contenter de dire qu'il nous a semblé que le nerf coupé depuis vingt-quatre heures était plus excitable que celui dont nous venions de pratiquer la section.

Revenons à nos expériences comparatives sur les différents animaux que nous avons énumérés. Quarante-huit heures après la section, faisons de nouveau, chez tous, l'essai du segment périphérique au point de vue de l'excitabilité motrice. Si, comme nous l'avons recommandé, les animaux que l'on a choisis étaient jeunes adultes, bien portants et vigoureux, nous constaterons que l'excitabilité persiste seulement chez le chien, chez le pigeon et chez la grenouille. Elle est au contraire entièrement abolie chez le lapin, le cochon d'Inde et le rat. Et, notons-le, elle est

abolie aussi bien dans les différentes branches et rameaux du nerf sciatique que dans son tronc principal ; c'est-à dire que ce nerf a perdu ses propriétés dans toute sa longueur.

Au bout de soixante-douze heures, le chien et la grenouille sont les seuls où l'excitabilité du segment périphérique se soit conservée. Chez le pigeon, elle est perdue désormais.

Quatre jours après la section, l'excitabilité a disparu également chez le chien, et, de tous les animaux que nous avons mis en expérience, la grenouille est le seul dont la patte réponde encore par des mouvements à l'excitation du nerf.

Dans cette saison, et sur des grenouilles conservées dans un laboratoire comme celles sur lesquelles nous opérons, l'excitabilité du segment periphérique persiste jusqu'à trente jours après la section. Ce fait a déjà été signalé, il y a longtemps, par M. Brown-Séquard[1].

Telles sont les variations du phénomène physiologique dont nous nous occupons, au point de vue des espèces animales. Ces variations seraient peut-être plus grandes encore si nous examinions un plus grand nombre d'animaux, mais mes expériences n'ont porté que sur ceux que je vous ai indiqués.

Ces faits contredisent l'opinion ancienne de Longet, d'après laquelle le segment périphérique mettrait constamment quatre jours à perdre ses propriétés.

Dans la deuxième édition de son *Traité de physiologie* (1861), Longet n'a pas modifié son opinion. Voici comment il s'exprime à ce sujet :

« Dans mes recherches, j'ai adopté une tout autre marche

[1] Brown-Séquard, *Recherches sur l'irritabilité musculaire*, Bulletins de la Société philomathique, 1847, p. 74 et 85, et Journal de l'anatomie et de la physiologie, t. II, 1859, p. 75

que celle qu'avaient suivie ces observateurs (ceux dont il vient de parler). Ainsi je ne me borne point à opérer la résection d'un nerf et à attendre plusieurs semaines ou même plusieurs mois pour expérimenter sur l'excitabilité de son bout libre; au contraire, dès le lendemain, celui-ci est *essayé* par le galvanisme et par les excitants mécaniques; les mêmes tentatives sont répétées le surlendemain, etc., et constamment son excitabilité est entièrement éteinte *après le quatrième jour.*

« Il importe d'ajouter que le résultat est le même, lorsque, après sa résection, le nerf n'est pas soumis aux stimulations précédentes.

« Après le quatrième jour, pour mieux juger encore l'état des muscles lors de l'excitation de leurs nerfs, je découvre les uns et les autres dans une partie bien saine du membre, et jamais alors le galvanisme, appliqué *même aux ramuscules nerveux*, ne suscite les plus légères contractions de la fibre musculaire[1]. »

On a fait dire à Longet tout autre chose; il aurait observé que l'irritabilité se perd peu à peu à partir du point sectionné vers les extrémités. Vous voyez, par le passage que je viens de vous lire, qu'il est d'une opinion contraire. Il a observé, comme nous, que lorsque l'excitabilité est perdue dans le bout périphérique au voisinage de la section, elle a disparu également dans toute la longueur du nerf. Longet ajoute :

« Toutefois, dans ces expériences, délicates à reproduire, il est bien important de ne point faire usage d'une pile trop forte; autrement le fluide galvanique lui-même pourrait être transmis par la division du nerf jusqu'aux muscles, qui ne manqueraient point de manifester une réaction. »

Vous avez pu apprécier, par l'expérience que nous avons

[1] Longet. *Traité de physiologie*, 2e édition, t. II, p. 225.

faite dans notre dernière leçon sur la grenouille (p. 265), combien cette recommandation de Longet est justifiée.

Un grand nombre d'expérimentateurs, même avant que Longet eût publié sa seconde édition, avaient déjà remarqué que, chez certains animaux, la grenouille par exemple, il faut plus de quatre jours pour que le segment périphérique perde ses propriétés, tandis que chez d'autres au contraire elles sont abolies plus rapidement. Ainsi, Waller, dans une note du mémoire que nous avons déjà cité, dit ceci :

« J'ai constaté, au bout de vingt-quatre heures après la division d'un sciatique du pigeon, que dejà ses fonctions motrices sont affaiblies. Au bout de deux jours et demi l'irritation du nerf ne fait plus contracter la jambe, et alors on aperçoit que les fibres nerveuses sont désorganisées[1]. »

Je dois vous dire que chez le pigeon je suis arrivé absolument au même résultat; à la fin du troisième jour le nerf n'était plus excitable.

Il y a encore dans la durée de l'excitabilité des variations qui sont indépendantes des espèces. En effet, chez des animaux de la même espèce, cette durée varie suivant l'âge; chez les jeunes, les propriétés du nerf sont abolies plus vite que chez les adultes; ainsi, chez un lapin d'un mois à six semaines, le nerf cesse d'être excitable quarante-cinq heures après la section, trois heures plus tôt que chez l'adulte.

Une autre circonstance qui exerce de l'influence sur cette durée est l'état de vigueur des animaux. Nous avons eu, l'année dernière, une portée de lapins mal venus, nés à la fin de la saison, de parents peu vigoureux, et qui sont restés chétifs et malingres, sans présenter néanmoins aucune lésion, comme nous avons pu nous en assurer.

Chez plusieurs de ces lapins, nous avons opéré la section

[1] Waller. *Sur la reproduction des nerfs et sur la structure et les fonctions des ganglions spinaux.* — Arch. de Müller, 1852. p. 397.

du nerf sciatique, et nous avons pu constater qu'à la fin du troisième jour l'excitabilité du segment périphérique, bien que diminuée, était encore très-manifeste. Vous voyez donc que, chez des animaux peu vigoureux, les modifications qui amènent la perte des propriétés se produisent plus lentement.

L'état de santé a aussi une influence sur la marche de ces altérations. Voici une expérience qui le démontre. Chez un lapin, on pratique la section de l'un des nerfs sciatiques ; quarante-huit heures après, on constate la perte des propriétés dans le segment périphérique. On réunit alors les lèvres de la plaie par une suture et on opère la section sur le nerf sciatique du côté opposé. Si, le surlendemain, on examine au point de vue de ses propriétés le nerf coupé en second lieu, on constate que quarante-huit heures, cinquante heures, quelquefois même trois jours après, son excitabilité, bien que diminuée, est conservée. La santé de l'animal a donc été troublée sous l'influence de la première opération, il a été affaibli, et, chez lui comme chez nos lapins mal venus, la perte de l'excitabilité s'est produite avec plus de lenteur.

Ces premières expériences devaient conduire naturellement à en faire d'autres du même genre pour vérifier et compléter les idées qu'elles suggèrent. Nous en avons tenté deux. Nous avons fait à un premier lapin une hémorrhagie de 25 grammes, puis nous lui avons coupé le nerf sciatique; un second lapin a été soumis à une abstinence complète à partir du moment de la section, dans l'espoir que chez l'un et chez l'autre l'affaiblissement retarderait la perte des propriétés. Le résultat a été négatif; au bout de quarante-huit heures, chez les deux lapins, l'excitabilité était abolie dans le segment périphérique. Nous ne pouvons tirer de ces faits aucune conclusion. Il est probable que l'hémorrhagie

qu'avait subie le premier lapin n'était pas assez considérable pour l'affaiblir beaucoup. Quant au second, le jeûne n'avait pas été d'assez longue durée, et pour bien faire il aurait été nécessaire de commencer à priver l'animal de nourriture quelques jours avant l'expérience. Il faut plusieurs jours, en effet, comme l'a établi M. Claude Bernard, pour mettre un lapin complétement à jeun, c'est-à-dire pour le forcer à se nourrir aux dépens de sa propre substance.

Si je vous expose ces expériences malgré leur insuccès, c'est pour vous engager à les répéter et à les étendre.

Malgré ce qu'il y a d'incomplet dans nos observations, de l'ensemble des faits que je viens de vous signaler nous pouvons déjà tirer une conclusion qui prendra de l'importance lorsque nous examinerons les modifications histologiques consécutives à la section des nerfs : plus la vie est active chez un animal, plus la perte des propriétés se produit rapidement dans le segment périphérique d'un nerf sectionné.

Ainsi, l'excitabilité disparaît plus vite chez les jeunes animaux, qui ont une vie plus active que les adultes. Elle est abolie plus tôt chez les mammifères que chez la grenouille, qui est un animal à sang froid, et sur laquelle nous opérons en outre en hiver, dans une saison où elle est à jeun, et dans un demi-état d'hibernation. J'ajouterai que chez les poissons que j'ai étudiés à ce point de vue, la raie et la torpille, j'ai trouvé au bout de six semaines les lésions moins avancées que chez le lapin au bout de quarante-sept ou quarante-huit heures. Vous savez que les plagiostomes sont des poissons peu actifs, qui demeurent des journées entières immobiles au fond de l'eau. Si l'on faisait les mêmes expériences sur des poissons plus vifs, comme le turbot, le mulet, la sardine, peut-être arriverait-on à trouver entre les poissons des différences analogues à celles qui existent

entre les mammifères. Ces expériences, qui constitueraient un intéressant sujet de recherches, n'ont pas encore été faites.

Il convient d'ajouter en terminant que, quels que soient les animaux sur lesquels on a opéré, alors que le segment périphérique a perdu son excitabilité, le segment central est toujours sensible.

Passons maintenant à l'étude des lésions histologiques qui se produisent dans le segment central et dans le segment périphérique d'un nerf sectionné. Elle vous montrera combien est étroit le rapport qui existe entre la structure d'un organe et ses fonctions physiologiques.

Avant d'entreprendre l'examen des altérations qui se manifestent dans les nerfs sectionnés, nous devons rechercher quelles sont les modifications qui y surviennent à la suite de la mort et nous demander par exemple ce que deviennent les tubes nerveux dans un cadavre. Il est clair que cela dépendra, au moins pour la rapidité avec laquelle surviendront les altérations, de la décomposition cadavérique, dont les conditions, comme vous le savez, sont extrêmement variables. C'est, du reste, une question sur laquelle on est loin d'être fixé en anatomie pathologique; on croit généralement que l'altération cadavérique des nerfs consiste surtout dans la segmentation de la myéline. Il importe donc, avant de nous occuper des lésions dites dégénératives, où nous rencontrerons précisément cette segmentation, de savoir au juste à quoi nous en tenir sur les altérations qu'amène la mort dans les tubes nerveux.

Comme nos expériences doivent porter sur différents animaux et en particulier sur le lapin, c'est chez ce dernier animal que nous devons étudier les modifications cadavériques des tubes nerveux. A cet effet, ayant sacrifié un lapin,

nous l'abandonnons dans un coin du laboratoire, et, vingt-quatre heures après, nous enlevons un segment du nerf sciatique, qui après un séjour de vingt-quatre heures dans l'acide osmique, est convenablement dissocié. Nous obtenons ainsi des préparations presque aussi belles que si elles avaient été faites avec un nerf enlevé à l'animal vivant. La gaîne médullaire intacte, transparente, laisse voir le cylindre-axe dans son milieu; le contour des tubes est régulier, le noyau n'est pas modifié. Une seule différence est à signaler. Dans les tubes nerveux enlevés à l'animal vivant et préparés de la même façon, la myéline remplit d'habitude exactement le renflement que forme la gaîne de Schwann aux extrémités des segments interannulaires; dans les tubes nerveux de l'animal mort, au contraire, elle est toujours écartée un peu des extrémités des segments. Sous l'influence de la mort, il s'est fait une diffusion du plasma qui a pénétré dans les tubes nerveux au niveau des étranglements annulaires et a refoulé la myéline de chaque côté. Cette interprétation ne vous surprendra pas, si vous vous rappelez les expériences que j'ai faites devant vous en immergeant les nerfs, soit dans l'eau simple, soit dans l'eau additionnée de sel marin (Voir p. 262 et suivantes), et dans lesquelles vous avez vu se produire un phénomène semblable, lié bien évidemment à la diffusion du liquide à l'intérieur des tubes nerveux.

Les nerfs enlevés vingt-quatre heures après la mort présentent des cylindres-axes parfaitement nets. Du reste, cet élément résiste même à la putréfaction, ainsi que l'a reconnu Remak. Cet auteur avait été frappé de ce fait, et il l'a signalé dans un mémoire[1] que nous aurons l'occasion de citer plusieurs fois encore. S'appuyant même sur cette

[1] Remak, *Ueber die Wiedererzeugung von Nervenfasern*. Arch. de Virchow, 1862, t. XXIII, p. 441.

observation, et comparant ce qui se passe dans le segment périphérique d'un nerf sectionné à ce qui se produit dans la décomposition cadavérique, il soutient que les cylindres-axes persistent indéfiniment dans un nerf séparé de son centre. Une comparaison de ce genre, vous pourrez le reconnaître par la suite, n'est pas permise. Cependant il est juste d'ajouter qu'étant données les méthodes imparfaites qu'il avait à sa disposition, Remak ne pouvait pas faire une bonne observation directe et en était réduit à chercher en dehors du phénomène lui-même les explications dont il avait besoin.

Si nous poursuivons notre expérience et si, dans les jours qui suivent, nous examinons de nouveaux segments du nerf du même animal, en employant exactement la même méthode, nous pouvons constater que c'est seulement vers le huitième, le dixième ou le douzième jour qu'il y survient des altérations notables. A cette époque, la myéline est encore continue dans les tubes nerveux ; mais elle est devenue opaque, granuleuse, friable, de sorte que par suite de la dissociation elle se casse et se sépare, soit au niveau des incisures, soit entre elles. Cette friabilité particulière dépend probablement de modifications chimiques caractérisées au microscope par l'état granuleux. En effet, cet état paraît lié à une décomposition de la myéline, par suite de laquelle une partie des matières grasses qui entrent dans sa constitution se sépare pour former des granulations distinctes. La modification granuleuse dont nous parlons ici se produit du reste avec une grande facilité et sous l'influence de divers réactifs. Voici une expérience qui la rend manifeste :

Le sac pulmonaire d'une grenouille, étant fendu suivant sa longueur, est étendu sur une lame de verre au moyen de la demi-dessiccation, la face séreuse en-dessus. Puis il est coloré au moyen d'une solution alcoolique de bleu de quinoléine, lavé, recouvert d'une lamelle de verre et conservé

dans la glycérine. Les tubes nerveux à myéline s'y montrent alors colorés uniformément en gris de lin plus ou moins foncé. Si la préparation est examinée vingt-quatre ou quarante-huit heures après, on remarque qu'au sein de la myéline il s'est formé de fines granulations arrondies, presque toutes d'égal diamètre, à peu près régulièrement distribuées et colorées en bleu intense. Ce sont des granulations graisseuses, comme le démontre la coloration qu'elles ont prise sous l'influence du bleu de quinoléine.

Nous sommes conduits dès lors à penser que l'état granuleux de la gaîne médullaire des nerfs cadavériques est lié également à un départ de la graisse sous forme de granulations fines qui la rendent opaque. Cette opacité empêche de distinguer le ruban clair correspondant au cylindre-axe au milieu de chaque tube nerveux. Celui-ci est cependant conservé, car on peut le reconnaître, soit dans les points où il est mis en liberté par la dissociation, soit de chaque côté des étranglements annulaires, dans l'espace clair où la myéline a été refoulée.

Comme nous nous proposons ici de comparer les altérations cadavériques avec les modifications qui surviennent dans le segment périphérique d'un nerf sectionné, il n'est pas nécessaire de pousser l'expérience au delà de dix à douze jours. A cette époque, en effet, comme vous le verrez bientôt, les altérations sont tellement considérables dans ce dernier que toute comparaison devient impossible.

Occupons-nous maintenant d'une autre question que nous devons examiner également avant d'aborder l'étude de la dégénération proprement dite : Que se passe-t-il dans les extrémités du segment central et du segment périphérique du nerf sectionné chez l'animal vivant, dans les premières heures qui suivent la section ?

Dénudons, chez une grenouille, le nerf sciatique, cou-

pons-le avec un scalpel bien tranchant, puis rapprochons les lèvres de la plaie. Attendons une heure, puis enlevons, en y touchant le moins possible, le segment inférieur dans une certaine longueur, un demi-centimètre, par exemple. Plongeons cette portion du nerf dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100 ou à 1 pour 200, en ayant soin de noter quelle est l'extrémité qui correspond à la première section. Quand les éléments seront convenablement fixés par le réactif, ce qui se produit en une heure environ, pratiquons la dissociation, examinons les deux extrémités des tubes nerveux que nous avons isolés et notons les différences qu'elles présentent. Au niveau de l'extrémité qui a été sectionnée immédiatement avant l'immersion dans l'acide osmique, les tubes nerveux sont effilés dans une petite étendue, parce qu'ils ont été comprimés par l'instrument avant d'être coupés. C'est là une modification analogue à celle que nous avons déterminée en comprimant un nerf au moyen d'une serre fine dans l'expérience que nous vous avons montrée (voir p. 61). Au delà, les tubes nerveux sont normaux.

Portons maintenant l'examen sur les tubes au niveau de leur extrémité correspondant à la section faite une heure avant l'ablation du nerf. Nous constaterons que, au lieu d'être amincie, cette extrémité, comme celle que nous avons étudiée d'abord, est plus ou moins renflée. La myéline y est devenue trouble et opaque, et présente une modification analogue à celle qui se produit dans les tubes nerveux cadavériques. Ce gonflement de la myéline dépend très-vraisemblablement de ce qu'elle a absorbé une partie du plasma épanché entre les lèvres de la plaie.

Le pouvoir hygrométrique de la myéline que nous observons dans cette expérience n'a pas lieu de vous surprendre. En effet, ayant été témoins vous-mêmes de l'action

de l'eau sur cette substance, dans les expériences que je vous ai montrées (voir p. 55), vous devez être bien convaincus aujourd'hui que, loin de produire la coagulation de la myéline, comme on le croyait jusqu'ici, les liquides aqueux mis en contact avec elle sont absorbés et en déterminent le gonflement.

Vous voyez combien les études minutieuses que nous avons faites sur les différentes parties constitutives des nerfs sont importantes pour comprendre les phénomènes pathologiques qui s'y produisent. Si, en effet, nous en étions restés à la théorie de la coagulation, il nous serait impossible d'expliquer le gonflement qui se manifeste dans les tubes nerveux au voisinage de leur section.

Le cylindre-axe ne peut être reconnu dans l'intérieur du tube nerveux dans les points où la myéline est gonflée, parce qu'elle y est opaque, mais, en deçà de ces points, on distingue très-nettement la partie centrale plus claire qui correspond à cet élément. A ce niveau, le tube a conservé sa structure normale.

Si, après avoir pratiqué sur le nerf la première section, nous attendons deux jours, trois jours et même davantage, avant d'en retrancher un segment pour l'examiner, nous constatons que les altérations que nous venons de mentionner se poursuivent peu à peu à partir du bout sectionné, tant dans le segment central que dans le segment périphérique, jusqu'au premier étranglement annulaire.

Chez la grenouille, elles ne dépassent pas cet étranglement, ainsi qu'Engelmann[1] l'a constaté. Mais, chez les animaux à sang chaud, les choses ne se passent pas de la même façon. Chez ces derniers, si les modifications que nous venons de décrire ne se poursuivent pas au delà du premier étrangle-

[1] Engelmann, *Ueber Degeneration von Nervenfasern. Ein Beitrag zur Cellular-physiologie*. Arch. für die gesammte Physiol. t. XIII, 1876, p. 474.

ment sur le segment périphérique, c'est que d'autres altérations, dont nous nous occuperons bientôt, y commencent de suite et avant même que ces premières modifications aient atteint l'étranglement. Dans le segment central, où, comme vous le verrez, ce second ordre d'altérations ne se produit pas, les modifications dont nous parlons peuvent remonter au delà du premier étranglement.

Mais n'anticipons pas et, avant d'aller plus avant, examinons les phénomènes qui se passent chez les mammifères, chez le lapin, par exemple, à l'extrémité du segment périphérique et du segment central une heure après la section.

Opérons comme nous l'avons fait chez la grenouille et dissocions le nerf après l'avoir fixé par l'acide osmique. Nous constaterons qu'au niveau de la section la myéline présente du gonflement et de l'opacité, et qu'une partie de cette substance s'est échappée des tubes ouverts pour se répandre entre eux. Elle revêt alors les formes de fils et de boules qui vous sont connues (voy. p. 33).

A côté de ces boules et de ces filaments, on remarque, en notable quantité, des globules rouges du sang provenant des vaisseaux divisés par la section.

Les boules de myéline libres et les globules rouges du sang ne sont pas les seules parties ou éléments qu'il y ait à signaler entre les tubes nerveux. A côté d'eux, il existe en proportions variées des cellules, le plus souvent arrondies, quelquefois irrégulières, contenant dans leur intérieur des gouttelettes de myéline.

Ces cellules doivent maintenant attirer notre attention. Il importe, en effet, de savoir ce qu'elles sont et d'où elles viennent. A ce propos, je vous ferai remarquer d'abord que l'hémorrhagie qui s'est produite à la suite de la section a mis en liberté, en même temps que les globules rouges, un

certain nombre de globules blancs. Vous savez, en outre, que des cellules lymphatiques, qui ne peuvent être distinguées des globules blancs du sang, existent en quantité variable, soit dans le tissu conjonctif périfasciculaire, soit dans le tissu intrafasciculaire. Enfin, les cellules du tissu conjonctif intrafasciculaire qui, à l'état normal, sont plates et étalées en surface, peuvent, sous l'influence de l'irritation résultant du traumatisme, se gonfler, devenir globuleuses, et prendre les principaux caractères des cellules lymphatiques. Ces diverses cellules jouissent de la propriété d'absorber des corps solides empruntés à l'organisme ou des corps étrangers pulvérulents, tels que le carmin, le vermillon, etc., que l'on met en contact avec elles. Ces faits sont trop connus pour que j'y insiste plus longuement. Mais, puisque les différents éléments que nous venons d'énumérer jouissent des mêmes propriétés, nous devons maintenant nous demander si les cellules que nous voyons chargées de boules de myéline entre les tubes nerveux d'un nerf récemment sectionné sont des cellules lymphatiques ou des cellules connectives modifiées par l'inflammation.

Cette question ne peut être résolue que par voie expérimentale. Je vais vous indiquer les premières expériences que j'ai entreprises à ce sujet. Ayant enlevé le nerf sciatique à une grenouille, je l'ai dissocié sur une lame de verre, de manière à dégager une certaine quantité de la myéline contenue dans les tubes nerveux; puis je l'ai introduit dans le sac lymphatique dorsal d'une autre grenouille. Mais, comme, dans la dissociation du nerf sciatique, il n'y a qu'une petite quantité de myéline qui soit mise en liberté, j'ai fait une seconde expérience analogue en employant, au lieu du nerf sciatique, le cerveau et la moelle épinière, dont les tubes nerveux, dépourvus de membrane de Schwann, laissent échapper beaucoup plus facilement la myéline qu'ils

contiennent. Vingt-quatre heures après, ayant recueilli de la lymphe dans les sacs lymphatiques de l'un et de l'autre animal, je l'ai examinée au microscope et j'y ai trouvé quelques cellules contenant des granulations de myéline.

Je n'ai pas poursuivi ces expériences chez la grenouille, parce que les phénomènes que nous nous proposons d'étudier s'y produisent avec une trop grande lenteur. Comme nous cherchons à obtenir des résultats complets et démonstratifs aussi rapidement que possible, nous opérerons désormais sur des animaux à sang chaud.

Je choisirai à cet effet le rat ou le cochon d'Inde, et la myéline en suspension dans l'eau salée sera introduite dans la cavité péritonéale de ces animaux. En nous fondant sur les notions déjà acquises, nous pouvons vous dire dès à présent que très-probablement nous trouverons des granulations de myéline dans les cellules lymphatiques de la sérosité péritonéale. En outre, il nous sera facile, en examinant le grand épiploon de ces animaux, de reconnaître si les cellules endothéliales qui en recouvrent les travées sont susceptibles d'absorber les mêmes granulations. Nous allons exécuter ces expériences, et je vous en communiquerai les résultats dans la prochaine leçon.

DIX-NEUVIÈME LEÇON

(15 FÉVRIER 1877)

Dégénération des nerfs sectionnés.

Recherches expérimentales pour déterminer la nature des cellules qui, dans les extrémités sectionnées d'un nerf, se montrent chargées de granulations de myéline. — Injection d'une émulsion de myéline dans la cavité péritonéale du cochon d'Inde; injection de vermillon suivie d'une injection de myéline; la même injection pratiquée après une inflammation provoquée par le nitrate d'argent. — Résultats : Les cellules lymphatiques absorbent la myéline et le vermillon. — Les cellules endothéliales normales n'absorbent ni la myéline ni le vermillon; lorsqu'elles sont enflammées, elles se comportent comme les cellules lymphatiques.

Accumulation de globules blancs dans les vaisseaux de l'extrémité des nerfs sectionnés quelques heures après la section.

Modifications du segment périphérique vingt-quatre et cinquante heures après la section.

MESSIEURS,

En étudiant les modifications qui se montrent dans les nerfs peu d'heures après leur section, nous avons attiré votre attention sur des cellules que l'on y observe et qui contiennent des granulations de myéline.

Nous avons constaté que ce phénomène se produit avec une grande rapidité chez les animaux à sang chaud. C'est ainsi que, chez le lapin, sur un segment de nerf enlevé une heure après la section, nous avons pu observer, après

l'avoir fixé et coloré par l'acide osmique, des cellules généralement arrondies contenant dans leur intérieur un certain nombre de gouttelettes de myéline colorées en noir par le réactif. La rapidité du processus dans l'expérience dont je vous ai rendu témoins peut s'expliquer comme il suit : l'instrument tranchant, au moment où on l'a fait agir sur le nerf, a fait sortir des tubes nerveux divisés une certaine quantité de myéline, qui, se trouvant ainsi dans le voisinage immédiat des cellules dans lesquelles nous l'avons rencontrée, a pu être absorbée par elles dans ce court espace de temps.

Nous nous sommes demandé si les cellules qui absorbent ainsi les gouttes de myéline sont des cellules lymphatiques ou des cellules connectives. Je vous ai indiqué les premières expériences que j'ai tentées pour résoudre ce problème.

Depuis lors, ainsi que je vous l'avais annoncé, j'en ai exécuté un certain nombre d'autres, dont j'ai fait varier les conditions; je ne vous entretiendrai que de celles qui ont été suivies de succès. Je vous ferai remarquer, en effet, que, dans des questions de ce genre, il est nécessaire de s'orienter d'abord, par une série de tâtonnements, sur les meilleures conditions à réaliser, avant d'arriver à ce que j'appellerais volontiers des expériences types, que l'on peut ensuite facilement reproduire.

Je vous ai dit que pour ces recherches il convient d'employer le rat ou le cochon d'Inde ; c'est ce dernier animal que nous avons choisi. Nous nous sommes proposé d'introduire dans la cavité périléonale de cet animal des granulations ou des gouttelettes de myéline en suspension dans un liquide indifférent. Pour nous procurer ces gouttelettes de myéline, nous ne devions pas employer les nerfs, parce que, ainsi que nous l'avons vu, la membrane de Schwann qui entoure les tubes nerveux rend difficile le dé-

gagement de la myéline. Lorsqu'on veut obtenir cette substance en notable quantité, il faut agir sur la moelle épinière, où, les tubes nerveux ne possèdant pas de membrane de Schwann, la myéline se dégage très-aisément. Ayant donc enlevé la moelle épinière à un cochon d'Inde que nous venions de sacrifier, nous l'avons triturée dans un mortier avec une faible quantité d'eau salée à 1 pour 200. Nous avons obtenu ainsi un liquide lactescent que nous avons filtré à travers un linge fin, pour en séparer les vaisseaux, les fibres connectives et les autres débris. L'émulsion de myéline a été introduite dans une seringue hypodermique munie d'une canule mousse à trocart, telle qu'elles étaient dans les anciennes seringues de Pravaz. Le cochon d'Inde étant alors maintenu immobile par un aide, nous avons pincé la paroi abdominale entre le pouce et l'index, de manière à refouler les viscères et à tenir entre les deux doigts un pli qui comprenait la peau, les muscles et le feuillet pariétal du péritoine. Avec la canule munie de son trocart, nous avons percé ce pli d'outre en outre, de manière à faire apparaître de l'autre côté la pointe de l'instrument ; puis, après avoir enlevé la lance du trocart, nous avons ramené la canule dans la cavité péritonéale. De cette façon, nous avons été certains que l'extrémité de l'instrument était réellement dans la cavité, et d'autre part, nous étions assurés qu'aucun des organes qui y sont contenus n'avait pu être lésé.

Nous avons alors adapté la seringue remplie du liquide des lactescent et nous avons pratiqué l'injection.

Nous avons fait pénétrer ainsi dans la cavité péritonéale quatre centimètres cubes d'eau salée, tenant en suspension une grande quantité de gouttes de myéline. Cette opération n'a été suivie d'aucun accident, et l'animal a continué à jouir d'une excellente santé.

Vingt-quatre heures après l'opération, nous avons sacrifié

l'animal par décapitation, pour n'être pas gêné par la présence du sang dans les parties que nous nous proposions d'examiner. Puis, ayant ouvert largement la cavité péritonéale, nous y avons recueilli de la lymphe. Cette lymphe, au lieu d'être légèrement opaline, presque limpide, comme elle l'est à l'état normal, présentait au contraire un aspect franchement lactescent. Il était donc probable qu'elle contenait de la myéline en forte proportion. Mais, pour nous convaincre de la présence réelle de cette substance, et de plus pour savoir si elle y était en liberté ou si elle était emmagasinée dans des cellules, il était nécessaire de l'examiner au microscope.

Ayant donc déposé une goutte de cette lymphe lactescente sur une lame de verre et l'ayant recouverte d'une lamelle, il nous a été facile de reconnaître la présence de nombreuses granulations de myéline bien caractérisées, et de constater que presque toutes étaient renfermées dans des cellules lymphatiques.

Étudions maintenant ces cellules avec soin. Il convient de les observer d'abord dans leur propre plasma et sans aucun liquide additionnel. Les granulations de myéline qui occupent leur intérieur sont de diverses dimensions. Elles sont reconnaissables à leur double contour et aux formes variées qui les caractérisent.

Quant aux noyaux des cellules, dont la réfringence est moindre que celle des gouttes de myéline et se rapproche de celle du protoplasma cellulaire, on ne saurait les distinguer.

En second lieu, nous avons mélangé sur la lame de verre porte-objet une goutte de lymphe avec de l'alcool au tiers et nous avons coloré ensuite le mélange par le picrocarminate. Vous pourrez examiner une préparation faite par

ce procédé. L'alcool ayant tué les cellules, les noyaux y seraient apparents quand bien même on ne les aurait pas colorés; mais, comme ici nous avons employé le carmin, ils s'accusent par une coloration rouge. En considérant pendant un certain temps cette préparation, vous verrez se produire sous vos yeux des modifications de la myéline qui sont fort instructives. Pour vous préparer à les voir et à les comprendre, je vous rappellerai que la myéline, dans un milieu aqueux, loin de se coaguler, se gonfle au contraire, et que c'est à ce gonflement que sont dus les formes et les prolongements variés qu'elle présente. Des modifications analogues peuvent se produire dans les gouttelettes de myéline alors qu'elles sont contenues dans l'intérieur des cellules lymphatiques. Dès que ces cellules sont mortes et que, par conséquent, le liquide ambiant y pénètre, la myéline qu'elles renferment se gonfle en absorbant ce liquide, s'étend et finit par s'échapper au dehors de la cellule sous la forme de protubérances plus ou moins allongées. Ces protubérances sont limitées par un double contour, que l'on voit nettement se continuer avec celui de la goutte restée dans l'intérieur de l'élément cellulaire.

Ce fait à lui seul prouverait, s'il était nécessaire, que les cellules lymphatiques ne possèdent pas de membrane, et il confirme d'autre part l'existence de la membrane de Schwann. Vous vous souvenez sans doute qu'ayant dissocié des tubes nerveux dans l'eau, nous avons vu la myéline s'échapper à leurs extrémités sectionnées, tandis qu'elle était maintenue dans leurs autres parties. Il existe donc évidemment une membrane qui fait obstacle à l'issue de la myéline, car autrement celle-ci s'échapperait sans aucun doute à travers le protoplasma cellulaire, comme dans l'expérience dont vous venez d'être témoins.

Vous serez frappés certainement de la dimension des cel-

lules lymphatiques qui contiennent de la myéline. Le diamètre d'un certain nombre d'entre elles a fait plus que doubler. Cet agrandissement considérable des cellules lymphatiques par la pénétration d'un corps étranger dans leur intérieur s'observe dans d'autres circonstances, mais ici il est plus marqué que dans n'importe quelle autre condition.

Pour rendre bien évidentes les granulations de myéline contenues dans les cellules lymphatiques et en même temps en faire des préparations persistantes, il est avantageux de les soumettre à l'action de l'acide osmique, qui les colore et les fixe. A cet effet, une goutte de lymphe étant placée sur la lame de verre, nous déposons à côté d'elle une goutte d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100. Nous mélangeons ces deux gouttes avec la pointe d'une aiguille, nous plaçons la préparation sous une cloche de verre et nous attendons que l'action de l'acide osmique se soit opérée. Il suffit pour cela de quelques minutes; nous recouvrons alors d'une lamelle et nous examinons. Toutes les granulations de myéline ont pris sous l'influence de l'acide osmique une coloration gris-bleuâtre caractéristique et sont parfaitement distinctes des granulations graisseuses, qui sont colorées en brun par le même réactif. Il va sans dire qu'elles ne subissent plus aucune modification ni aucun gonflement, puisque l'acide osmique les a fixées dans leur forme.

J'ai disposé sous un de ces microscopes une préparation faite suivant cette méthode. Vous y reconnaîtrez tous les détails que je viens de vous indiquer.

Je dois vous parler maintenant d'un organe contenu dans la cavité péritonéale, et sur lequel nous pourrons observer la manière dont se comportent les cellules endothé-

liales vis-à-vis de la myéline injectée. Cet organe, le grand épiploon, a, chez le cochon d'Inde, la forme d'une dentelle à réseau très-fin; je n'insisterai pas sur sa disposition, que vous trouverez décrite dans les traités d'histologie les plus récents. Le grand épiploon du cochon d'Inde, à cause de la grande minceur des travées qui en constituent le réseau, est très-avantageux pour les recherches que nous allons entreprendre. C'est la raison pour laquelle nous avons donné la préférence à cet animal sur le lapin, par exemple, dont le grand épiploon forme une membrane presque continue, percée seulement de quelques ouvertures.

Les travées du grand épiploon sont recouvertes de cellules endothéliales qui leur forment un revêtement complet, comme on peut s'en assurer en les examinant après que les limites cellulaires ont été dessinées par l'imprégnation d'argent. Chacune de ces cellules possède un noyau ovalaire aplati muni d'un nucléole bien évident.

Lorsque les cellules lymphatiques, qui flottent librement dans la cavité péritonéale, arrivent au contact des travées du grand épiploon, elles s'y fixent par des prolongements amiboïdes, et y demeurent adhérentes pendant un temps plus ou moins long. C'est ainsi que sur le grand épiploon, étudié dans les conditions que je vais vous indiquer, on rencontre des cellules lymphatiques qui y sont fixées, soit isolément, soit par petits groupes.

Nous allons profiter de cette disposition pour observer en même temps les cellules lymphatiques et les cellules endothéliales, et reconnaître si les unes et les autres absorbent également de la myéline.

En vue de ces recherches, nous avons dû faire des préparations spéciales. Après avoir ouvert la cavité abdominale avec précaution, nous saississons le grand épiploon délicatement par un des points de son bord libre, nous le soule-

vons, nous le coupons au niveau de sa base avec des ciseaux bien tranchants et nous le plongeons immédiatement dans deux ou trois centimètres cubes d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100. Quelques minutes d'immersion dans ce réactif suffisent pour que la membrane soit fixée; elle est alors lavée dans l'eau, puis étendue sur une lame de verre, colorée avec du picrocarminate et recouverte d'une lamelle.

Sur un grand épiploon enlevé à un cochon d'Inde chez lequel on a fait, vingt-quatre heures auparavant, dans la cavité péritonéale une injection d'eau salée tenant en suspension de la myéline, et préparé suivant cette méthode, il est facile de reconnaître que presque toutes les cellules lymphatiques qui sont, soit en liberté dans les mailles de l'organe, soit fixées à ses travées par des prolongements amiboïdes, contiennent des gouttes de myéline. Y a-t-il des gouttes semblables dans les cellules endothéliales? Vous comprenez combien il est important de répondre à cette question, puisque nous nous proposons précisément de rechercher quelles sont les cellules qui, à l'extrémité des nerfs sectionnés, absorbent les granulations de myéline.

Vous reconnaîtrez sur les préparations disposées sous ces microscopes que les cellules endothéliales ne contiennent pas de gouttelettes de myéline; vous observerez seulement dans leur intérieur un assez grand nombre des granulations très-petites, réfringentes, qui paraissent être simplement de nature graisseuse.

En présence de ce fait, nous devons nous demander si ces granulations ne sont pas des gouttelettes de myéline très-petites qui auraient pénétré dans les cellules endothéliales, de la même façon que les gouttes plus volumineuses pénètrent dans les cellules lymphatiques? On pourrait discuter longuement sur ce point, sans arriver à une solution satis-

faisante; aussi chercherons-nous à résoudre le problème en suivant la méthode expérimentale.

Pour cela, nous devrons nous procurer d'abord un corps pulvérulent dont les granulations soient de dimension très-inégale et facilement reconnaissables à l'examen microscopique. Le vermillon de Chine en tablettes, tel qu'on le prépare pour les aquarellistes, convient tout spécialement pour ces recherches. Mélangeons-en à de l'eau salée à 1 pour 200, et introduisons ce mélange dans la cavité péritonéale d'un cochon d'Inde, en suivant le procédé que nous avons employé pour l'injection de la myéline. Vingt-quatre heures après, sacrifions l'animal, préparons le grand épiploon de la façon indiquée, et pratiquons l'examen. Nous trouvons du vermillon dans presque toutes les cellules lymphatiques, tandis que pas une granulation de cette substance, même des plus fines, n'a pénétré dans les cellules endothéliales.

Nous avons varié cette dernière expérience de manière à en rendre les résultats plus saisissants encore. Chez un cochon d'Inde, nous avons injecté dans la cavité péritonéale quatre centimètres cubes d'eau salée tenant en suspension des granulations de vermillon. Le lendemain, nous avons introduit dans la cavité péritonéale du même cochon d'Inde quatre centimètres cubes d'eau salée à laquelle nous avions mélangé la myéline provenant de la moelle épinière d'un autre cochon d'Inde. Nous avons encore laissé passer vingt-quatre heures, puis nous avons sacrifié l'animal. Sur son grand épiploon, préparé au moyen de l'acide osmique comme nous l'avons dit, nous avons constaté, ainsi que vous le reconnaîtrez bientôt en examinant la préparation que nous en avons faite, que les cellules lymphatiques adhérentes à la membrane ont absorbé du vermillon et de la myéline. Ces cellules en contiennent presque toutes. Les cellules endo-

théliales, au contraire, ne montrent dans leur intérieur ni myéline, ni vermillon ; on n'y remarque que des granulations graisseuses.

Dans cette expérience, les cellules lymphatiques et les cellules endothéliales se sont donc comportées très-différemment les unes des autres. Mais il est possible que, dans d'autres conditions, il n'en soit pas ainsi, et que les cellules endothéliales, à la suite de certaines modifications, manifestent des propriétés analogues à celles des cellules lymphatiques.

Vous savez que, lorsqu'elles sont soumises à l'inflammation, les cellules endothéliales, se gorgeant de suc, deviennent globuleuses : elles se rapprochent ainsi des cellules lymphatiques, car elles sont alors constituées, comme ces dernières, par une masse protoplasmique granuleuse. Nous devions dès lors nous demander si, dans cet état, elles n'absorbent pas la myéline aussi bien que le font les cellules lymphatiques. Pour répondre à cette question, c'est-à-dire pour observer directement la manière dont les cellules enflammées se comportent, il fallait modifier notre expérience. Il était nécessaire de provoquer d'abord une péritonite légère chez l'animal sur lequel nous nous proposions d'opérer, et d'introduire ensuite dans sa cavité péritonéale la myéline ou le vermillon. Ces substances, mises à la portée des cellules enflammées, devaient nous servir à apprécier si elles possèdent des mouvements amiboïdes.

Voici comment nous avons réalisé ces conditions. Nous avons pris deux cochons d'Inde, et nous avons injecté, à la même heure, dans la cavité péritonéale de chacun d'eux, un demi-centimètre cube d'une solution de nitrate d'argent à 1 pour 500. Quatre heures après, nous en avons décapité un, et nous avons recueilli avec soin son grand épiploon,

dont nous avons fixé les éléments par une immersion de quelques minutes dans l'acide osmique. En l'examinant, nous avons reconnu que les cellules endothéliales qui en forment le revêtement étaient légèrement gonflées et que leurs noyaux, au lieu d'être ovalaires et aplatis comme à l'état normal, étaient devenus arrondis et globuleux. (Cette observation est tout à fait en rapport avec celle que nous avions déjà faite en 1869[1]).

Nous avons alors enlevé la moelle épinière de ce premier cochon d'Inde, et nous nous en sommes servis pour faire une émulsion de myéline, que nous avons injectée dans la cavité péritonéale du second cochon d'Inde. Ce dernier animal a été sacrifié dix-huit heures après. Nous avons commencé par recueillir dans sa cavité péritonéale quelques gouttes de lymphe, que nous avons examinées au microscope. Les cellules lymphatiques contenaient des granulations et des gouttelettes de myéline. Puis, nous avons détaché le grand épiploon, et, après l'avoir traité par l'acide osmique, nous avons pu constater qu'il avait pénétré des granulations de myéline dans quelques-unes des cellules endothéliales.

Je dois dire de suite que, dans l'expérience dont je viens de vous exposer le résultat, la péritonite que nous avions provoquée était très-légère. C'est à dessein que nous n'avons pas cherché à déterminer une inflammation plus considérable avant d'injecter la myéline et le vermillon, parce que nous avions perdu auparavant deux cochons d'Inde auxquels nous avions injecté une trop grande quantité d'une solution trop forte de nitrate d'argent (1 centimètre cube d'une solution à 1 pour 200). Du reste, dans les inflammations intenses déterminées par le nitrate d'argent, la plu-

[1] *Manuel d'histologie pathologique*, en collaboration avec M. Cornil, p. 75.

part des cellules endothéliales se détachent du grand épiploon, et celui-ci, dans ses portions les plus minces, celles sur lesquelles doit porter l'observation, est dès lors constitué uniquement par son réseau de fibres connectives. Malgré son peu d'intensité, l'inflammation que nous avons déterminée a été suffisante pour le succès de l'expérience. Nous avons pu nous assurer, en effet, que, quand les cellules endothéliales sont devenues plus épaisses par suite du gonflement de leur protoplasma, elles absorbent des granulations et des gouttelettes de myéline. Elles contiennent en outre les mêmes granulations graisseuses dont nous avons signalé la présence dans les cellules endothéliales non enflammées.

Les diverses observations que nous venons de faire vont nous être très-utiles pour la solution du problème qui nous occupe.

C'est, en effet, grâce aux conclusions que nous allons en tirer que nous pourrons comprendre les phénomènes qui se produisent dans le bout périphérique et même dans le bout central des nerfs sectionnés pendant les premières heures qui suivent la section.

Reprenons donc en détail l'analyse des résultats que nous avons obtenus, afin d'en mieux apprécier la signification.

Je dois vous dire d'abord qu'à l'état normal les cellules endothéliales du grand épiploon du cochon d'Inde ne contiennent pas de granulations graisseuses ; celles que nous y observons s'y sont donc formées sous l'influence des modifications amenées par nos injections.

Dans l'expérience où nous avons injecté un mélange de myéline et de vermillon dans la cavité péritonéale non enflammée, vous avez vu que le vermillon absorbé par

les cellules lymphatiques pouvait être reconnu dans leur intérieur, tandis que les cellules endothéliales n'en contenaient pas. Ce premier fait nous permet d'affirmer que les granulations graisseuses observées dans les cellules endothéliales ne sont pas des gouttelettes de myéline que ces cellules auraient englobées par suite de leur activité amiboïde.

En effet, si elles possédaient des mouvements amiboïdes suffisants pour absorber des gouttelettes de myéline, elles auraient dû, par la même raison, absorber au moins les grains de vermillon les plus fins, car ils se trouvaient tout aussi bien à leur portée, et leur dimension n'est pas supérieure à celle des granulations graisseuses.

La graisse que nous observons dans les cellules endothéliales a donc dû s'y introduire par un autre procédé. Il est probable que dans la cavité péritonéale la myéline a subi des modifications analogues à celles dont je vous ai parlé à propos des nerfs traités par le bleu de quinoléine (voy. p. 290). Elle a dû se transformer partiellement en un savon soluble et passer à cet état dans la cellule endothéliale; puis, une fois arrivé dans le protoplasma cellulaire, ce savon a dû se décomposer pour mettre en liberté sa graisse constitutive sous forme de granulations nettement visibles.

La myéline a donc pénétré, je le répète, dans l'intérieur des cellules lymphatiques par un mécanisme absolument différent de celui qui fait pénétrer la graisse à l'intérieur des cellules endothéliales : les cellules lymphatiques englobent la myéline grâce à leurs mouvements amiboïdes; les cellules endothéliales absorbent la graisse à l'état soluble, et c'est seulement lorsqu'elle est arrivée dans leur intérieur qu'elle reprend ses caractères optiques.

Dans notre seconde expérience, nous avons vu que les cellules endothéliales transformées sous l'influence de l'inflammation absorbent directement, comme les cellules lym-

phatiques, des masses compactes, telles que les gouttelettes de myéline ou les grains de vermillon.

Revenons maintenant aux nerfs sectionnés et appliquons les données que nous venons d'acquérir à l'interprétation des phénomènes que nous y avons remarqués.

Les cellules globuleuses chargées de gouttelettes de myéline que nous observons à l'extrémité des deux segments une heure après la section sont, à mon avis, des cellules lymphatiques. Ces cellules peuvent avoir deux origines : ou bien elles se trouvaient dans le faisceau nerveux avant sa section et y nageaient dans son plasma interstitiel, ou bien elles se sont échappées des vaisseaux sectionnés et ont pénétré entre les tubes nerveux grâce à leurs mouvements amiboïdes. Dans cette première période, aucune des cellules globuleuses dont nous nous occupons ne peut être une cellule connective plate transformée. D'après les données que nous possédons, en effet, la modification de ces cellules sous l'influence de l'inflammation n'est pas aussi rapide.

Plus tard, au contraire, quand l'inflammation s'est développée, les cellules du tissu conjonctif peuvent avoir subi une modification analogue à celle que nous avons observée dans les cellules endothéliales du grand épiploon, et, après avoir pris les caractères des cellules lymphatiques, absorber, de même que ces dernières, des gouttes de myéline. Sur un nerf examiné vingt-quatre ou trente-six heures après la section, les cellules qui contiennent des gouttelettes de myéline sont les unes des cellules lymphatiques, les autres des cellules connectives. Je n'ai pas fait de recherches pour les distinguer les unes des autres, et du reste, selon moi, ces recherches sont inutiles, car les cellules connectives devenues globuleuses sont semblables aux cellules lymphatiques. Aussi je pense, contrairement

à Cohnheim, que, dans l'inflammation, une certaine partie des globules du pus peut provenir des cellules du tissu conjonctif.

Après cette digression, je reprends l'histoire des altérations qui se produisent dans un nerf sectionné. Tout d'abord je dois dire quelques mots des phénomènes qui se passent dans les vaisseaux pendant les premières heures qui suivent la section.

Lorsque nous coupons un nerf, nous divisons évidemment les vaisseaux sanguins périfasciculaires et intrafasciculaires; il se produit par suite une hémorrhagie, puis une coagulation qui arrête l'écoulement du sang.

Rappelez-vous la disposition des vaisseaux intrafasciculaires que je vous ai décrite dans une de mes dernières leçons. Je vous ai montré qu'ils sont en forme de fourche (voy. fig. 2, Pl. IV). Supposons un vaisseau coupé transversalement à une certaine distance de l'anse qu'il rejoint; nous savons que la circulation continue dans l'anse, tandis que, dans le segment ne faisant désormais plus partie du réseau, il se produit une coagulation hémostatique. Toutefois cette coagulation est limitée; vous allez reconnaître, en effet, que le sang reste liquide, au moins un certain temps, dans presque toute la longueur d'un rameau vasculaire ainsi sectionné. Sur la préparation que j'ai disposée devant vous, vous observerez l'extrémité d'un capillaire ainsi divisé, et vous remarquerez qu'il contient un nombre de globules blancs très-considérable, presque aussi grand que celui des globules rouges. Il est fort peu probable que ces globules blancs se soient produits sur place; aussi faut-il admettre qu'ils se sont introduits dans le capillaire par le point où il communique avec le torrent circulatoire,

et qu'ils ont cheminé peu à peu dans l'intérieur de ce capillaire jusqu'à son extrémité. Comme ils n'auraient guère pu accomplir ce trajet au sein d'un caillot sanguin, nous devons conclure que le sang est resté liquide dans le vaisseau, au moins jusqu'au moment où ils sont arrivés à son extrémité.

Il nous reste à nous demander comment il se fait que des globules blancs viennent ainsi s'accumuler dans des branches capillaires où la circulation ne s'effectue pas d'une façon normale. Une expérience facile à réaliser nous permettra de nous en rendre compte.

Chez certaines espèces de tritons (le ponctué et le palmé), l'expansion membraneuse de la queue est assez mince pour que l'on puisse aisément l'observer au microscope, l'animal étant vivant. Pratiquons une incision sur le bord de cette expansion et examinons les lèvres de la plaie à un faible grossissement. Parmi les capillaires divisés, cherchons-en un que l'instrument ait atteint dans des conditions analogues à celles que les capillaires sectionnés présentent dans les nerfs, c'est-à-dire de manière à lui laisser une longueur notable entre le point sectionné et la première anastomose. Dans ce capillaire, comme dans ceux des nerfs, nous constaterons au début un épanchement sanguin, suivi de coagulation.

La circulation continuant son cours dans la branche vasculaire dont ce capillaire se détache, on voit se produire dans ce dernier un remou par suite duquel les globules sont entraînés dans son intérieur. Les globules rouges qui y ont pénétré en sortent facilement, grâce à leur surface lisse et glissante. Les blancs, au contraire, circulant plus difficilement, par suite de la rugosité et de la viscosité de leur surface, s'y arrêtent et ne parviennent plus à en sortir. Ils s'y accumuleront peu à peu et leur nombre de-

viendra de plus en plus grand. Cette observation, que vous pourrez aisément répéter, nous donne la clef du mécanisme par lequel les globules blancs s'accumulent dans les capillaires sectionnés des nerfs. Vous voyez comment, par des expériences faites sur des animaux relativement inférieurs, dans des organes que l'on peut facilement soumettre à l'examen, nous arrivons à nous rendre compte de ce qui se passe chez les animaux supérieurs, dans des organes sur lesquels les observations directes ne sont pas possibles.

Nous avons maintenant tous les éléments qui nous sont nécessaires pour étudier ce qui se passe dans les nerfs sectionnés vingt-quatre heures après la section. Je ne parlerai d'abord que du segment périphérique, afin d'éviter toute confusion.

A cette période, l'excitabilité motrice du nerf est conservée; elle est peut-être même accrue, ce qu'il est difficile de reconnaître exactement (voy. p. 281), mais au moins elle n'est pas notablement diminuée. Après avoir mis le nerf à nu et l'avoir excité pour nous assurer de la conservation de ses propriétés, enlevons-en un segment d'un centimètre environ de longueur. Il faudra avoir soin de le prendre dans la partie du cordon nerveux qui n'a été touchée ni par la pince ni par les électrodes, et de l'enlever avec les précautions sur lesquelles nous avons déjà insisté à plusieurs reprises. Ce segment sera plongé dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100 ou à 1 pour 200 pendant quinze à vingt heures, puis il sera dissocié dans l'eau à l'aide des aiguilles, de la manière que nous avons indiquée (p. 55), et en y mettant beaucoup de soin.

Les tubes nerveux amenés sur la lame de verre et recouverts de la lamelle devront être examinés d'abord dans l'eau. En effet, comme nous le verrons bientôt, la glycérine

y détermine des modifications qui empêchent l'observation de certains faits.

Vous pourrez ainsi reconnaître que, chez le lapin, vingt-quatre heures après la section, il s'est déjà produit dans les tubes nerveux des altérations notables. Les noyaux des segments interannulaires sont légèrement hypertrophiés; leur nucléole est bien marqué. Le protoplasma qui les entoure est plus abondant; il se continue avec celui qui double la membrane de Schwann, et qui est devenu apparent sur presque toute la longueur du segment.

Cette couche protoplasmique ne possède pas partout la même épaisseur; elle est plus considérable en certains points où elle déprime la gaîne médullaire, de telle sorte que le contour de cette dernière est sinueux et dessine un feston noir à l'intérieur du contour de la gaîne de Schwann resté rectiligne. Les points où le protoplasma s'est ainsi accumulé correspondent aux incisures, et cette observation suffirait à prouver que, comme nous l'avons dit, ces incisures sont constituées par des cloisons protoplasmiques interposées aux segments cylindro-coniques.

Au niveau des étranglements annulaires, la myéline, écartée de la gaîne de Schwann, dessine son contour noir à une certaine distance de celui que forme le renflement terminal du segment interannulaire.

Dans l'intérieur du tube nerveux, on aperçoit vaguement la partie centrale plus claire qui correspond au cylindre-axe.

Si l'on pratique l'examen dans la glycérine, les tubes nerveux ne présentent plus le même aspect. Par suite du départ d'une partie de l'eau que contenait le protoplasma, la membrane de Schwann vient s'appliquer exactement sur la myéline en suivant son contour festonné, et le tube nerveux, de cylindrique qu'il était, devient moniliforme. Lors-

que l'on prend la précaution de faire pénétrer la glycérine très-lentement, les modifications qu'elle détermine sont moins considérables, mais elles existent toujours.

Passons maintenant à l'observation des éléments nerveux du segment périphérique cinquante heures après la section. Nos expériences précédentes nous ont appris qu'au bout de quarante-huit heures, chez un lapin sain, vigoureux, bien nourri, le segment périphérique a perdu son pouvoir excito-moteur. Pratiquons la section du nerf sciatique chez un lapin qui soit dans ces conditions. Cinquante heures après, dénudons le segment périphérique. Nous remarquerons tout d'abord qu'il a perdu l'apparence nacrée caractéristique qu'il possède à l'état normal (voy. fig. 5, Pl. I). Étudions-le ensuite au moyen d'un courant d'induction. Nous reconnaîtrons, en y appliquant les électrodes de la pince électrique en n'importe quel point de sa longueur, que toute excitabilité y a disparu. Ce fait étant constaté, recueillons-en une portion, et, après en avoir fixé les éléments par une macération de quinze à vingt heures dans l'acide osmique, dissocions-les avec soin et examinons la préparation dans l'eau. Nous y observerons des modifications plus accusées que celles que nous avons constatées au bout de vingt-quatre heures.

Les noyaux des segments interannulaires, devenus plus volumineux, contiennent des nucléoles plus grands et mieux marqués. Le protoplasma qui entoure les noyaux s'est tellement développé qu'à leur niveau il remplit le calibre du tube nerveux, et interrompt complétement la myéline. Sur d'autres points du segment interannulaire, le protoplasma est également augmenté de manière à entamer plus ou moins profondément la gaîne médullaire ou même

à la sectionner tout à fait. Celle-ci se trouve de cette façon divisée en plusieurs portions de longueur inégale.

Ces altérations n'existent pas au même degré dans tous les tubes nerveux; tandis que les uns présentent des modifications très-marquées et telles que nous venons de les décrire, d'autres ne paraissent pas altérés; d'autres encore montrent les altérations que nous avons indiquées comme se produisant vingt-quatre heures après la section.

Tels sont les faits les plus frappants que l'on reconnaît par une première observation. Il nous reste à les étudier d'une façon plus approfondie, à indiquer certains détails relatifs aux noyaux et aux nucléoles, à examiner s'il y a rapport entre les incisures de Schmidt et les segments de myéline, enfin à nous rendre compte de ce que devient le cylindre-axe. C'est ce que nous ferons dans la prochaine leçon.

VINGTIÈME LEÇON

(20 FÉVRIER 1877)

Dégénération des nerfs sectionnés.

Dégénération du segment périphérique d'un nerf sectionné, cinquante heures après la section (*Suite*). — Modifications de forme des noyaux des segments interannulaires. — Rapports de ces noyaux avec la gaîne de myéline et la membrane de Schwann. — Modifications du protoplasma. Granulations qu'il contient. — Rapports de la segmentation de la myéline avec les incisures de Schmidt. — Formation des boules de myéline.

Étude des modifications du cylindre-axe. Coupes transversales après l'acide chromique. — Dissociation après l'action de l'acide chromique et des bichromates alcalins. — Résultats : Le cylindre-axe est coupé par le protoplasma au niveau du noyau et en d'autres points du segment interannulaire. — Ses fragments sont contenus dans des portions de la gaîne médullaire, où ils sont repliés sur eux-mêmes et entourés de tous côtés par la myéline.

Dégénération du segment périphérique d'un nerf sectionné, quatre jours après la section. — Multiplication des noyaux.

MESSIEURS,

Nous devons continuer aujourd'hui la description des modifications qui se produisent dans le segment périphérique d'un nerf sectionné cinquante heures après l'opération. Dans cette description, je ne tiendrai pas compte, comme je vous l'ai déjà dit, des phénomènes qui se passent au voisinage immédiat de la plaie et sur lesquels je reviendrai plus tard. Il sera donc bien entendu que je ne m'occupe pour le moment que des altérations que l'on rencontre dans

toute la longueur du segment périphérique, à partir de quelques millimètres au-dessous de la section.

Je vous ai déjà parlé des altérations les plus évidentes; nous allons en poursuivre l'analyse, et étudier en détail les phénomènes les plus importants. Examinons d'abord les noyaux et leurs rapports, soit avec la myéline, soit avec la gaîne de Schwann. Comme vous avez pu vous en rendre compte sur une des préparations soumises à votre observation, les noyaux se sont détachés de la membrane de Schwann, contre laquelle ils étaient appliqués à l'état normal, et ils proéminent dans l'intérieur du tube; ils sont devenus globuleux. Leurs nucléoles, plus volumineux et plus nets, sont le plus souvent assez régulièrement sphériques, mais quelquefois aussi ils présentent des irrégularités, sur lesquelles j'aurai à revenir lorsque nous analyserons les altérations qui se produisent à une période plus avancée.

Le protoplasma qui entoure le noyau du segment interannulaire a subi un développement considérable, à tel point que, refoulant la gaîne de myéline, il a rempli tout le calibre du tube sur une certaine longueur. A ce niveau, le ruban noir qui correspond à la gaîne médullaire se montre interrompu par une bande incolore qui s'étend d'un bord à l'autre de la gaîne de Schwann. Le plus fréquemment, cette bande est disposée transversalement à l'axe du tube nerveux; mais assez souvent aussi elle est plus ou moins oblique, et, pour constater l'interruption complète de la myéline, il est nécessaire de suivre des yeux le trajet du protoplasma depuis le point où on le voit partir de l'un des bords, jusqu'au point souvent assez éloigné du premier où on le voit aboutir au bord opposé.

Dans d'autres points du segment interannulaire, le protoplasma s'est également accru de manière à refouler plus ou moins la gaîne médullaire, ou même à l'interrompre.

La masse protoplasmique ainsi développée a un aspect très-granuleux : à l'état normal, vous le savez, le protoplasma contient toujours une certaine quantité de fines granulations protéiques ; ici, il renferme en outre des granulations graisseuses, que l'acide osmique a colorées en brun, et quelquefois, mais non d'une façon constante, de petites gouttes de myéline.

Ces gouttelettes de myéline se distinguent facilement des granulations graisseuses dans les nerfs qui ont été traités par l'acide osmique. Ce réactif, en effet, donne à la graisse une teinte jaune brunâtre qu'il est facile de reconnaître, à moins qu'elle ne soit trop intense, ce qui arrive lorsque la masse de graisse est trop volumineuse ou lorsque le réactif a agi trop longtemps. La couleur que l'on observe alors est un noir foncé auquel on ne peut plus attribuer aucune nuance. La myéline, au contraire, est colorée par l'acide osmique en gris bleuâtre ; elle n'est franchement noire que lorsque l'action du réactif a été trop prolongée. Pour bien vous rendre compte de cette différence de teintes, il vous suffira d'examiner comparativement les deux préparations que j'ai disposées devant vous, et qui contiennent l'une des tubes nerveux, l'autre des cellules adipeuses, les uns et les autres colorés légèrement par l'acide osmique ; les tubes nerveux sont d'un gris bleuâtre, les cellules adipeuses d'un jaune brunâtre. Ce caractère différentiel nous servira à distinguer, dans le protoplasma des tubes nerveux, les granulations de nature graisseuse qui sont jaunâtres, tandis que d'autres qui sont bleuâtres sont constituées par de la myéline.

Après cette analyse de la forme et de l'aspect du noyau et du protoplasma, nous avons à nous occuper d'un problème intéressant : le rapport qui existe entre les points où la myéline se segmente et les incisures qui séparent les

segments cylindro-coniques. C'est là une question tout à fait neuve, puisqu'elle ne pouvait être posée qu'après une connaissance complète et suffisante des incisures elles-mêmes.

Vous avez vu, à la fin de la dernière leçon, que, cinquante heures après la section, le contenu de tous les tubes nerveux est segmenté en portions de longueur variable, séparées par des intervalles clairs plus ou moins étendus. Ces intervalles paraissent correspondre aux incisures qui limitent, à l'état normal, les segments cylindro-coniques.

En examinant les altérations produites vingt-quatre heures après la section, nous avons reconnu que les incisures étaient notablement élargies, ce que nous avons attribué au développement du protoplasma. Nous devons supposer que ce développement se continue, et que c'est à lui qu'est due la fragmentation. Dans cette hypothèse, les fragments de la gaîne médullaire ne seraient autre chose que les segments cylindro-coniques plus ou moins modifiés dans leur forme.

Il n'y a qu'une objection à faire à cette explication. Dans les tubes nerveux dégénérés, on rencontre assez fréquemment des fragments de myéline, qui, au lieu d'être complétement séparés l'un de l'autre, sont réunis entre eux par un filament. Or, les incisures s'étendant tout autour de la gaîne médullaire et séparant l'un de l'autre les segments cylindro-coniques voisins, on ne comprend pas comment les fragments qui, dans notre hypothèse, correspondent à ces segments, peuvent être unis par un filament de myéline.

L'existence de ce filament unissant deux fragments nous forcerait à admettre que certaines incisures sont incomplètes et n'interrompent la gaîne médullaire que sur une

partie de son pourtour. Or, nous avons précisément reconnu l'existence d'incisures de ce genre. Lorsque nous avons examiné les nerfs dissociés à l'état frais dans l'acide osmique (p. 72), j'ai attiré votre attention sur une échancrure (*a*, fig. 8, Pl. I) qui correspond à une incisure incomplète.

D'autres faits contribuent encore à nous démontrer qu'au début du processus la fragmentation est déterminée par les incisures. En voici un que vous pourrez facilement constater. Les segments cylindro-coniques n'ont pas la même longueur chez tous les animaux; ainsi, chez le pigeon, ils sont beaucoup plus courts que chez le lapin. Or, si, chez le premier de ces animaux, après avoir sectionné le nerf sciatique, on en examine le segment périphérique trois jours après, on constate que la gaîne médullaire des tubes nerveux est divisée en tout petits fragments, tandis que, chez le lapin, le segment périphérique du nerf sectionné, étudié à la même période et dans les mêmes conditions, montre des fragments beaucoup plus longs. En un mot, il y a un rapport constant entre la distance des incisures et la longueur des fragments en lesquels se décompose la gaîne médullaire dans la première période de la segmentation qu'elle subit à la suite de la section du nerf.

Il ne faudrait pas croire cependant que la segmentation de la myéline s'arrête à ce premier degré. Déjà cinquante heures après la section, chez le lapin, le cochon d'Inde, le rat, vous apercevrez, dans le protoplasma qui avoisine le noyau, des gouttelettes ou des boules de myéline qui ne correspondent évidemment pas à des segments limités par des incisures. Plus tard, vers le quatrième ou le cinquième jour, la segmentation se poursuit et se complète sans que les incisures y jouent désormais aucun rôle.

Tout à fait au début du processus, les fragments sont cy-

lindriques et possèdent des extrémités mousses; mais bientôt ils deviennent de plus en plus globuleux, se rapprochent de la forme sphérique, et peu à peu ils arrivent à constituer des boules. Nous devons nous demander quelle est la cause de cette dernière transformation.

Pour nous en rendre compte, il faut nous rappeler que la myéline est une substance oléagineuse. Vous savez que les substances liquides de cette espèce, en vertu d'un phénomène moléculaire bien connu et sur lequel je n'insiste pas, tendent à prendre la forme ronde et la prennent, en effet, lorsqu'aucune force ne les empêche d'obéir aux attractions moléculaires qui s'exercent dans leur sein. Ainsi, par exemple, une goutte d'huile en suspension dans l'eau prend la forme sphérique.

Dans le tube nerveux, les conditions sont à peu près les mêmes. Chacune des masses de myéline qui résultent de la segmentation de la gaîne médullaire, maintenue seulement par le protoplasma très-riche en eau, presque liquide qui l'entoure, sera libre désormais d'obéir à l'attraction moléculaire et devra tendre à prendre la forme ronde. Par suite, les petites masses de myéline dont le diamètre n'excédera pas le calibre du tube nerveux deviendront de petites sphères. Les masses plus considérables, comme celles que vous observerez par exemple sur les tubes nerveux du rat, trois jours après la section, tendant de même à la forme sphérique, seront limitées par la gaîne de Schwann et deviendront ovalaires. En même temps, elles distendront cette gaîne à leur niveau, de manière à lui donner un diamètre plus considérable en ces points que celui du tube normal. En revanche, dans les portions du tube où la myéline a disparu, ce diamètre sera diminué jusqu'à n'être plus par places que celui d'un simple filament. Vous pourrez observer cet aspect des tubes nerveux

et vous convaincre qu'il est dû à la cause que je viens de vous indiquer, en examinant une préparation que j'ai disposée devant vous et qui provient du segment périphérique du nerf sciatique du rat, enlevé trois jours après la section et fixé par un séjour de vingt-quatre heures dans l'acide osmique. Les tubes nerveux dissociés s'y présentent à vous sous la forme de grosses boules noires ovoïdes reliées par filaments incolores.

Dans la description que je viens de vous donner des altérations survenues dans le tube nerveux cinquante heures après la section, j'ai laissé à dessein de côté ce qui a trait au cylindre-axe. Nous allons maintenant nous occuper de cet élément, qui est le plus important au point de vue de la fonction du nerf.

Que devient le cylindre-axe au milieu de ces modifications de la gaîne médullaire? C'est là une question difficile et sur laquelle, comme je vous l'ai dit, les auteurs ont émis des opinions variées et contradictoires; aussi devrons-nous donner à l'exposé des faits qui y ont trait un certain développement. J'ai réservé cet exposé jusqu'à ce moment, parce qu'il nous servira de transition pour passer des altérations qui s'observent cinquante heures après la section à celles qui se manifestent dans les jours suivants.

Reprenons les observations que nous avons faites pour les discuter au point de vue du sort du cylindre-axe, et occupons-nous d'abord de ce qui se passe au niveau des noyaux des segments interannulaires. Nous avons reconnu que, chez le lapin, quarante heures après la section du nerf, les noyaux proéminent fortement dans l'intérieur des tubes nerveux, et que le protoplasma qui les entoure remplit le reste de leur calibre. Il est donc bien évident qu'en ce point le cylindre-axe est coupé. J'ai insisté sur ce fait dans mes premières communications, et c'est pour cela que cer-

tains auteurs m'ont fait dire que la section du cylindre-axe est due à l'hypertrophie du noyau. Il suffit de lire avec attention la note que j'ai publiée pour reconnaître que j'attribue cette section non pas au noyau, mais bien au protoplasma.

En effet, comme nous l'avons constaté, le protoplasma augmentant d'étendue envahit tout le calibre du tube au niveau de chacun de ces noyaux. Après avoir refoulé ou absorbé la myéline, il attaque le cylindre-axe et le sectionne. Cette activité considérable du protoplasma du segment interannulaire n'a pas lieu de vous surprendre. Dans l'expérience dont je vous ai rendus témoins dans la dernière leçon, vous avez vu se manifester une activité semblable. Les cellules lymphatiques, qui sont constituées essentiellement par du protoplasma ont absorbé, en vingt-quatre heures, toute la myéline que nous avions injectée dans la cavité péritonéale d'un cochon d'Inde.

Comme vous le reconnaîtrez sur les préparations que je soumets à votre observation, le cylindre-axe n'est pas coupé seulement au niveau du noyau. Il est également sectionné, mais plus tardivement, en d'autres points de la longueur du segment interannulaire, par le protoplasma qui s'y développe. Aujourd'hui que nous connaissons les incisures de Schmidt et leur nature protoplasmique, il nous est facile de comprendre que ce phénomène se produit au niveau de chacune d'elles. Aussi, je ne m'explique pas comment M. Engelmann[1], dans un travail publié récemment, alors qu'il connaissait l'existence de ces incisures, a pu soutenir que le protoplasma ne joue aucun rôle dans la dégénération du segment périphérique d'un nerf sectionné. Il faut qu'il ait eu recours à de mauvaises méthodes, car, sur des pré-

[1] Engelmann, *loco citato*, Arch. für die gesammte Physiologie, t. XIII, p. 487.

parations faites suivant les indications que je vous ai données, les faits sont tellement évidents qu'il n'est pas possible de s'y tromper.

Dans l'historique général que je vous ai présenté au début de ces études sur les modifications qui surviennent dans les nerfs à la suite des sections transversales, je vous ai dit que M. Schiff a annoncé autrefois que le cylindre-axe persiste indéfiniment dans les tubes nerveux du segment périphérique. Remak se rattacha à cette opinion, qu'adoptèrent aussi MM. Philippeaux et Vulpian. M. Vulpian soutenait encore, en 1872, cette manière de voir à la Société de Biologie. Je lui fis remarquer qu'il est facile de constater la disparition du cylindre-axe, au moins dans un certain nombre des tubes nerveux du segment périphérique. M. Vulpian relate le fait sans donner de détails. « Dans la séance même, dit-il, où je faisais cette communication, M. Ranvier assurait qu'il s'était convaincu de la disparition d'un certain nombre de cylindres-axes dans ces conditions. J'ai dû faire de nouvelles études pour contrôler toutes celles que j'avais faites jusque-là, et j'ai reconnu facilement que j'avais été abusé par une cause d'erreur que je n'avais pas su éviter[1]. »

Comme j'ai déjà parlé de la nouvelle opinion de M. Vulpian au sujet du cylindre-axe (voy. p. 275), je n'y reviendrai pas ici, mais je prends occasion de cette discussion pour vous indiquer les méthodes à l'aide desquelles on peut établir que le cylindre-axe se résorbe et reconnaître le mode suivant lequel se produit cette résorption.

Parmi ces méthodes, je vous signalerai d'abord celle qui consiste à faire des coupes transversales du nerf dégénéré après durcissement par un séjour de huit à quinze jours

[1] Vulpian, *Influence des lésions des nerfs sur les muscles*. Archiv. de physiol., t. IV, 1871-72, p. 744.

dans l'acide chromique à 2 pour 1000, et macération subséquente dans l'alcool pendant vingt-quatre heures.

Si nous appliquons ce procédé à l'examen du segment périphérique d'un nerf sectionné cinq jours auparavant, nous apercevrons des cylindres-axes dans un grand nombre de tubes nerveux. Au premier abord, on serait tenté de croire qu'il en existe encore dans tous les tubes; mais, quand on y regarde avec attention, on se convainc qu'un certain nombre de ces derniers en sont dépourvus.

Si l'examen est fait avec un objectif à fort grossissement et à grand angle d'ouverture, et s'il porte sur une coupe épaisse, bien éclaircie, on reconnaît, en faisant varier le point de la vision distincte de manière à pénétrer successivement dans les diverses couches de la préparation, que certains tubes nerveux, qui présentent un cylindre-axe à la surface, en sont dépourvus dans la profondeur. D'autres tubes, au contraire, qui paraissent manquer de cylindres-axes quand on les examine à la surface de la coupe, en montrent un lorsqu'on rapproche l'objectif de façon à apercevoir distinctement une partie située plus profondément. De ces observations, il faut conclure que presque tous les tubes nerveux contiennent des cylindres axes, mais qu'ils sont interrompus et que leurs fragments sont situés à des hauteurs diverses.

Dans ces mêmes préparations, on remarque encore un fait dont je vous donnerai bientôt l'explication. A mesure que l'on abaisse l'objectif, on voit le cylindre-axe occuper dans l'intérieur du tube nerveux des situations différentes par rapport à l'axe de celui-ci. Cette observation nous montre que ce cylindre s'est contourné, qu'il a pris une forme serpentine. Du reste, on peut l'observer dans son ensemble et reconnaître qu'il a réellement cette forme, en employant pour l'examiner un objectif faible.

Avant d'aller plus loin, je dois vous dire que l'interruption du cylindre-axe en divers points de la hauteur du segment interannulaire ne m'avait pas échappé lors de ma première communication à ce sujet. Voici, en effet, comment je me suis exprimé à cette époque :

« Si l'on étudie les nerfs dégénérés sur des coupes transversales faites suivant la méthode classique, vers le quatrième jour qui suit la section, on voit que les tubes nerveux sont un peu plus larges qu'à l'état normal ; les cylindres-axes sont légèrement gonflés, et ils manquent dans quelques-uns des tubes. Les jours suivants, le nombre des tubes sans cylindre-axe devient plus considérable, et le vingtième jour les tubes présentant des cylindres-axes sont fort peu nombreux. Il n'est pas nécessaire de donner l'explication de ces faits, car ils se comprennent facilement en partant de ce que j'ai dit plus haut sur les fibres nerveuses observées suivant leur longueur. » (*Comptes rendus*, 30 décembre 1872.)

Pour faire cette dernière observation, c'est-à-dire pour étudier à ce point de vue les fibres nerveuses suivant leur longueur, l'acide osmique n'est pas un réactif convenable. En effet, lorsqu'après avoir fixé le nerf dégénéré par un séjour de quelques heures dans une solution d'acide osmique, on en a dissocié les tubes nerveux, ceux-ci montrent d'une manière nette les fragments de myéline et les masses protoplasmiques qui les séparent ; mais pas plus dans les uns que dans les autres, il n'est possible de distinguer le cylindre-axe. Il est également impossible de l'apercevoir au voisinage des étranglements annulaires qui, en quelques points, sont encore reconnaissables. Dans l'espoir de le faire apparaître par la coloration, nous avons laissé séjourner les tubes nerveux dans le picrocarminate, même pendant plusieurs jours; mais ce procédé ne nous a pas per-

mis non plus de le distinguer sur aucun point de la longueur du segment.

Ces observations nous démontrent que le cylindre-axe a bien réellement disparu des tubes nerveux dans les points où tout son calibre est occupé par du protoplasma, mais elles ne nous renseignent pas sur sa persistance ou sa résorption dans l'intérieur des fragments de myéline, et nous serions conduits à admettre qu'il a disparu dans toute la longueur du tube nerveux, si nous n'avions constaté son existence en quelques points sur des coupes transversales. Nous sommes conduits dès lors à affirmer qu'il persiste réellement dans les masses de myéline, mais qu'il n'est pas possible de l'y distinguer après l'action de l'acide osmique.

Il faut donc avoir recours à d'autres méthodes. Voici celle que j'ai employée, et que je vous recommande pour déceler la présence du cylindre-axe au milieu de la myéline. Le nerf est mis à macérer pendant huit à quinze jours dans une solution d'acide chromique à 2 pour 1000, puis, la gaîne lamelleuse ayant été fendue suivant sa longueur, les tubes nerveux en sont extraits, et ils sont dissociés au moyen des aiguilles. Ils sont alors placés dans une solution de picrocarminate à 1 pour 100, ou, mieux encore, dans un mélange de cette solution et de glycérine; la glycérine favorise singulièrement la coloration. Quelquefois, après un séjour de vingt-quatre heures dans ce mélange, les éléments sont suffisamment colorés; dans d'autres cas, il faut attendre deux et même trois jours. Les tubes nerveux sont ensuite plongés dans l'eau, qui dissout et enlève l'excès de la matière colorante, et leur dissociation est poursuivie jusqu'à ce qu'on les obtienne isolés. Ils sont alors amenés sur une lame de verre et traités successivement par l'alcool ordinaire et par l'alcool

absolu; puis ils sont éclaircis par l'essence de girofle, et montés dans le baume du Canada ou dans la résine dammar.

Sur ces préparations (celle que j'ai disposée devant vous (fig. 10, Pl. IV) date d'une époque antérieure à ma note à l'Académie des sciences), vous reconnaîtrez encore les tubes nerveux; ils ont un contour légèrement ondulé et sont colorés en rose; dans leur intérieur, de distance en distance, vous remarquerez des segments plus ou moins longs de cylindres-axes colorés en rouge, tantôt à peu près rectilignes, tantôt plus ou moins contournés.

Sur les préparations de ce genre, vous ne distinguerez pas les fragments de myéline correspondant aux fragments du cylindre-axe. Pour les apercevoir et pour reconnaître leur rapport avec ces derniers, il faut employer un autre procédé. Le nerf est mis à macérer pendant plusieurs semaines dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100; ensuite, la gaîne lamelleuse étant fendue, on en sépare les tubes nerveux, qui sont plongés pendant quarante-huit heures dans un mélange de picrocarminate et de glycérine. La dissociation est alors continuée dans l'eau, et les tubes nerveux, complétement isolés, sont montés dans la glycérine.

En examinant ces préparations, vous distinguerez les noyaux des segments interannulaires détachés de la membrane de Schwann, devenus sphériques, colorés en rouge et contenant des nucléoles bien marqués. Vous reconnaîtrez également le protoplasma, qui est granuleux et coloré en rose, et la myéline qui est colorée en jaune par l'acide picrique et qui forme des fragments plus ou moins irréguliers.

Dans l'intérieur de ces fragments, vous apercevrez des fragments de cylindre-axe colorés en rose (fig. 11, Pl. IV).

Ils sont enveloppés par la myéline, non-seulement sur toute leur longueur, mais encore à leurs extrémités. C'est là un point important à noter, car il nous explique la difficulté que l'on éprouve à réaliser leur coloration. En effet, la myéline, comme vous le savez, ne se laisse pas pénétrer par les matières colorantes, ni par les substances cristalloïdes en général; c'est pour cela que l'on est obligé, pour qu'elle soit traversée, de modifier profondément sa constitution. Il se produit, sous l'influence du bichromate d'ammoniaque, soit des fissures, soit des vacuoles, soit une altération d'une nature qui nous est inconnue, mais qui permet le passage d'un liquide. Après deux semaines de séjour dans le bichromate, il reste encore des boules de myéline qui ne sont pas perméables, mais d'autres sont devenues plus spongieuses, et, à travers leur masse altérée, la matière colorante arrive jusqu'au cylindre-axe, qu'elle rend nettement visible en s'y fixant.

Certaines masses de myéline, les plus considérables, présentent dans leur intérieur un cylindre-axe replié sur lui-même (*a*, fig. 11, Pl. IV), de telle façon que, s'il était étendu, il aurait une longueur plus grande que celle de la masse dans laquelle il est contenu. Voici comment nous pouvons nous rendre compte de ce fait :

Je vous ai montré, vous vous en souvenez, que les fragments de myéline formés pendant le processus dégénératif, obéissant aux lois de l'attraction moléculaire, tendent à prendre la forme ronde et par conséquent à diminuer de longueur pour augmenter de diamètre. Mais, tandis que le fragment de gaîne médullaire revient ainsi sur lui-même, le fragment de cylindre-axe qui y est contenu, n'étant pas aussi ductile, doit naturellement se plisser pour continuer à tenir dans le segment de myéline désormais plus court.

Il nous reste à expliquer comment il se fait que la myéline recouvre les extrémités du cylindre-axe qu'elle renferme. Ce cylindre-axe ayant évidemment été coupé au même niveau que la gaîne qui l'enveloppait, il semblerait, au premier abord, que l'extrémité du segment devrait nous présenter la section du cylindre-axe entourée d'un cercle de myéline. Ce raisonnement serait fondé s'il s'appliquait à du bois ou à du verre; mais le cylindre-axe est loin de posséder une rigidité pareille. Une fois isolé, il revient sur lui-même grâce à son élasticité, de telle sorte qu'il est dépassé à ses deux extrémités par la myéline, et celle-ci se soude à elle-même comme ferait de l'huile ou une matière grasse fondue. Mais l'élasticité du cylindre-axe est limitée, de telle sorte que, peu après, le fragment de myéline qui le contient, perdant de sa longueur, le force à se replier, comme il avait été dit d'abord.

Laissons les fragments de cylindres-axes enfouis dans la myéline et protégés par elle, mais protégés incomplétement contre l'action du protoplasma, et reprenons l'analyse des modifications du segment périphérique le quatrième jour après la section, et les jours suivants. Nous allons observer des faits du plus grand intérêt, autant au point de vue qui nous occupe que pour d'autres questions d'anatomie générale.

Le quatrième jour après la section, chez le rat, le lapin, le cochon d'Inde et le pigeon, le protoplasma a pris une très-grande extension, et il contient déjà un nombre considérable de gouttelettes de myéline. Alors commence un nouveau phénomène, la multiplication des noyaux.

La multiplication des noyaux et des cellules a toujours excité l'intérêt des histologistes; aussi les problèmes qu'elle soulève sont-ils sans cesse repris et discutés de nouveau. Je n'ai pas l'intention de m'engager dans cette discussion à

propos de la question spéciale dont je m'occupe. Il me suffira de vous faire remarquer que la multiplication des noyaux dans le segment périphérique d'un nerf sectionné est tellement nette, tellement précise, que l'on peut en suivre facilement toutes les phases.

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE LEÇON

PROPRIÉTÉS GÉNÉRALES DU SYSTÈME NERVEUX

DEUXIÈME LEÇON

TUBES NERVEUX A MYÉLINE

TROISIÈME LEÇON

QUATRIÈME LEÇON

CINQUIÈME LEÇON

SIXIÈME LEÇON

SEPTIÈME LEÇON

HUITIÈME LEÇON

NEUVIÈME LEÇON

FIBRES DE REMAK

DIXIÈME LEÇON

TISSU CONJONCTIF DES NERFS

ONZIÈME LEÇON

DOUZIÈME LEÇON

TREIZIÈME LEÇON

QUATORZIÈME LEÇON

QUINZIÈME LEÇON

VAISSEAUX DES NERFS

SEIZIÈME LEÇON

DIX-SEPTIÈME LEÇON

DIX-HUITIÈME LEÇON

DIX-NEUVIÈME LEÇON

VINGTIÈME LEÇON

Typographie Lahure, rue de Fleurus, 9, à Paris. [19 333]

EXPLICATION DES PLANCHES

DU TOME PREMIER

PLANCHE I

Fig. 1. — Cellules du corps de l'hydre d'eau douce, dissociées après macération dans le sérum iodé. — Elles ont été colorées avec le picrocarminate et ont été conservées dans la glycérine, que l'on a substituée lentement au picrocarminate (*Voy.* p. 11).

A, A′, A″, cellules neuromusculaires. — A, cellule vue de profil; A′, vue de trois quarts; A″, vue par sa face profonde. — *c*, corps de la cellule; *n*, noyau; *m*, prolongements musculaires du mésoderme.

B, cellule de l'endoderme. — *n*, noyau; *p*, plateau cuticulaire qui limite la cavité du corps.

Fig. 2. — Filaments et boules de myéline provenant du nerf sciatique de la grenouille dissocié dans l'eau. — *a a*, deux tubes nerveux, déchirés à leurs extrémités, dont la membrane de Schwann est revenue sur elle-même, et qui laissent échapper des pelotons de filaments de myéline; *b*, masse de boules de myéline; *c*, une boule de myéline isolée. — Ces masses et ces boules de myéline sont encore filamenteuses; elles n'ont pas éprouvé leur dernière transformation (*Voy.* p. 33).

Fig. 3. — Nerf sciatique de la grenouille, observé à la loupe, montrant l'aspect moiré caractéristique des nerfs lorsqu'ils sont revenus sur eux-mêmes (*Voy.* p. 24).

Fig. 4. — Nerf sciatique du lapin, fixé en extension physiologique au moyen de l'acide osmique, puis dissocié dans l'eau (*Voy.* p. 58).

A, faisceau de tubes nerveux dans lesquels, malgré la dissociation incomplète, on reconnaît les étranglements annulaires.

B, tube nerveux isolé. — *e*, étranglement annulaire; *t*, segment interannulaire; *n*, noyau du segment.

Fig. 5. — Cinq tubes nerveux du sciatique de la grenouille, pris immédiatement au-dessus d'un point du nerf que l'on a comprimé au moyen d'une serre-fine. Alors que la compression était encore exercée, le nerf a été plongé dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100, puis dissocié (*Voy.* p. 61). — *ee*, premiers étranglements annulaires forcés au-dessus du point comprimé; *bb*, incisures, accusées par le refoulement de la myéline.

Fig. 5 b. — Tube nerveux du sciatique de la grenouille dissocié directement dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100. — *e*, étranglement annulaire; *rr*, renflements terminaux munis de côtes saillantes; *i*, incisures; *s*, segments cylindroconiques (*Voy.* p. 71 et 73).

Fig. 6. — Tube nerveux du sciatique de la grenouille dissocié dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100. — Le tube nerveux a été brisé pendant la dissociation à peu près au niveau d'une incisure. Le cylindre-axe, *cy*, a été mis en liberté; le segment cylindroconique, *s*, qui le recouvre à ce niveau, s'amincit progressivement en *p* et s'applique exactement sur sa surface; *i*, incisure (*Voy.* p. 71).

Fig. 7. — Tube nerveux du sciatique du lapin, dissocié directement dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100. — Les deux renflements terminaux, *r*, se sont écartés, et les détails de l'étranglement sont mis en évidence. — *cy*, cylindre-axe; *e*, renflement biconique; *g*, masse granuleuse (*Voy.* p. 65).

Fig. 8. — Tube nerveux du sciatique de la grenouille, isolé par dissociation dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100. La membrane de Schwann a été enlevée dans une certaine étendue (*Voy.* p. 72). Les segments cylindroconiques, *s*, sont gonflés et séparés les uns des autres par les incisures agrandies, *i*; *cy*, cylindre-axe; *a*, échancrures de la gaîne médullaire ou incisures incomplètes.

Fig. 9. — Tube nerveux du sciatique du lapin nouveau-né, dissocié après macération pendant vingt-quatre heures dans l'acide osmique à 1 pour 100. — *e*, étranglement annulaire; *p*, protoplasma du segment interannulaire; *n*, noyau (*Voy.* p. 69).

PLANCHE II

Fig. 1. — Nerf sciatique du chien. Coupe transversale après durcissement dans le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100. — La préparation a été colorée au moyen du picrocarminate; elle a été

montée ensuite dans le baume du Canada, après avoir été déshydratée par l'alcool et éclaircie par l'essence de girofle. — Sept tubes nerveux seulement ont été figurés, pour montrer quelques détails de leur structure.

my, gaîne de myéline, dans laquelle on aperçoit des zones concentriques ; *cy*, cylindre-axe coloré par le carmin ; *m*, gaîne du cylindre-axe ou gaîne de Mauthner. — Dans le tube nerveux *a*, la myéline est écartée du cylindre-axe, et la gaîne de celui-ci est cependant au moins aussi distincte que dans les autres tubes (*Voy.* p. 87).

Fig. 2 et 3. — Coupes longitudinale et transversale du nerf sciatique du chien, faites après durcissement dans une solution d'acide chromique à 2 pour 1000. Les coupes ont été colorées par un séjour de vingt-quatre heures dans le picrocarminate à 1 pour 100 et montées ensuite dans le baume du Canada après avoir été déshydratées par l'alcool et éclaircies par l'essence de girofle.

Fig. 2. Section longitudinale. — *cy*, cylindres-axes, vus suivant leur longueur, présentant de nombreuses épines latérales. Ils ont été déformés sous l'influence des transformations que la myéline, *my*, a éprouvées pendant le séjour du nerf dans l'acide chromique. — *Fig.* 3. Section transversale. — Les cylindres-axes, *cy*, s'y montrent avec une déformation analogue, qui a été produite sous l'influence de la myéline modifiée, *my* (*Voy.* p. 81).

Fig. 4 et 8. — Section transversale de l'un des faisceaux du sciatique du chien, faite après durcissement du nerf obtenu par un séjour successif d'une semaine dans une solution d'acide chromique à 2 pour 1000 et de vingt-quatre heures dans l'alcool. La coupe a été colorée par le picrocarminate et montée dans la gomme Dammar, après avoir été déshydratée par l'alcool et éclaircie par l'essence de girofle.

c, tissu conjonctif périfasciculaire ; *gl*, gaîne lamelleuse ; *a*, vaisseaux sanguins situés dans les lamelles périfasciculaires ; *t*, tubes nerveux sectionnés dans la continuité des segments en des points où la gaîne de myéline les entoure ; *t'*, tubes nerveux plus clairs, sectionnés au-dessus ou au-dessous d'un étranglement, en des points d'où la myéline a été refoulée par la pénétration de la solution d'acide chromique.

Ces derniers tubes, à un grossissement plus fort que celui employé pour faire ce dessin, montrent des cylindres-axes arrondis comme ceux qui ont été dessinés figure 1, tandis que les autres possèdent des cylindres-axes étoilés ou épineux semblables à ceux de la figure 3 (*Voy.* p. 84).

La coloration rouge donnée par le carmin aux cylindres-axes et à la gaîne lamelleuse n'a pas été reproduite, à cause des difficultés d'exécution.

Fig. 5. — Faisceau de fibres de Remak et fibre de Remak du pneumogastrique du lapin, isolés par dissociation après macération du nerf dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100. Ces éléments ont été colorés par le picrocarminate et conservés ensuite dans la glycérine. — La fibre isolée et le faisceau de fibres montrent des vacuoles *v*, déterminées par l'action du bichromate d'ammoniaque, et des noyaux *n*, colorés par le carmin (*Voy.* p. 146).

Fig. 6. — Fibres de Remak du pneumogastrique du chien, isolées par dissociation directe du nerf dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100. — Coloration au picrocarminate. Conservation dans la glycérine. — *r*, stries longitudinales que présentent ces fibres et qui correspondent à des fibrilles ; *n*, noyaux (*Voy.* p. 144).

Fig. 7. — Section transversale du sciatique du chien, faite après durcissement du nerf par l'action successive de l'acide osmique à 1 pour 100, de l'alcool, de la gomme et de l'alcool (*Voy.* p. 91 et suivantes). Préparation conservée dans la glycérine.

gl, gaîne lamelleuse ; *c'*, tissu conjonctif intrafasciculaire ; *a*, tube nerveux entouré d'une simple couronne de myéline colorée par l'osmium ; *bb*, tubes nerveux possédant deux couronnes de myéline dont l'interne est la plus mince ; *c*, tube nerveux possédant deux couronnes de myéline, dont l'interne est la plus épaisse ; *d*, tube nerveux dont les deux couronnes de myéline ont une égale épaisseur ; *e*, tube nerveux dont la gaîne médullaire forme une figure festonnée, et dont le cylindre-axe est plus mince ; *s*, tube nerveux sectionné au niveau du noyau d'un des segments interannulaires ; *cy*, cylindre-axe granulé ; *v*, vaisseau sanguin ; *t'*, petit tube nerveux (*Voy.* p. 93).

Fig. 9. — Section transversale du pneumogastrique du chien, faite après macération du nerf dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100 pendant vingt-quatre heures. Les coupes ont été colorées par une solution de purpurine dans l'alun et l'alcool. Elles ont été montées dans le baume du Canada après déshydratation par l'alcool et éclaircissement par l'essence de girofle.

c, tissu conjonctif périfasciculaire dont les faisceaux sont coupés transversalement ; *gl*, gaîne lamelleuse, entre les lamelles de laquelle on aperçoit des noyaux, *n*, colorés par la purpurine ; *c'*, tissu conjonctif intrafasciculaire ; *n*, nerf constitué par des tubes nerveux à myéline de différente grosseur et par des fibres de Remak (*Voy.* p. 191).

Fig. 10. — Deux tubes nerveux du nerf de la nageoire latérale de la raie, isolés par dissociation après macération du nerf pendant vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100.

Le tube *a* montre un étranglement annulaire, au niveau duquel on distingue le renflement biconique *r* et les deux gaînes du tube ner-

veux : la gaîne de Schwann, qui suit exactement le contour du tube nerveux au niveau de l'étranglement, et la gaîne secondaire *c*.

Le tube *b* présente une cassure de sa gaîne médullaire, au niveau de laquelle le cylindre-axe *n*, dégagé, se montre coloré en noir. — A ce niveau, la gaîne de Schwann est parfaitement distincte de la gaîne secondaire *c* (*Voy.* p. 125).

PLANCHE III

Fig. 1. — Coupe transversale du sciatique, à la région moyenne de la cuisse d'un embryon humain de quatre mois et demi. Le nerf a été durci au moyen d'une solution d'acide chromique à 2 pour 1000. Les coupes ont été colorées avec le picrocarminate. Elles ont été montées dans le baume du Canada après avoir été déshydratées par l'alcool et éclaircies par l'essence de girofle.

c, tissu conjonctif périfasciculaire ; *gl*, gaîne lamelleuse; *c'*, tissu conjonctif intrafasciculaire; *l*, lames connectives décomposant les faisceaux nerveux en faisceaux secondaires. — *v*, vaisseaux sanguins (*Voy.* p. 220).

Fig. 2. — Une des plus fines branches des nerfs thoraciques du rat, immergée pendant quelques minutes dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100, colorée au picrocarminate par un séjour prolongé dans le réactif et traitée ensuite par la glycérine additionnée d'acide formique. — Préparation faite pour montrer la gaîne de Henle, *h* ; *n*, noyaux de l'endothélium qui la double; *n'*, noyau appliqué directement sur le faisceau nerveux ; *c*, cellule connective appliquée à la surface externe de la gaîne ; *t*, tubes nerveux à myéline, munis d'étranglements *e*; *r*, noyaux appartenant à des fibres sans moelle ou au tissu conjonctif intrafasciculaire (*Voy.* p. 161).

Fig. 3. — Tube nerveux cheminant isolé dans les muscles de la cuisse du lézard gris, fixé au moyen d'une injection interstitielle d'acide osmique à 1 pour 100. La préparation a été colorée au moyen de la purpurine et conservée dans le baume du Canada après avoir été déshydratée par l'alcool et éclaircie par l'essence de girofle. — *t*, tube nerveux revenu sur lui-même, présentant des étranglements *e*, et les noyaux des segments interannulaires *n'* ; *h*, gaîne de Henle; *n*, noyaux de cette gaîne; *a*, un noyau de la gaîne de Henle, moulé exactement sur un pli que présente cette gaîne par suite du retrait du nerf (*Voy.* p. 150 et 169).

Fig. 4. — Coupe transversale du sciatique du chien, faite après durcissement du nerf dans l'alcool. La coupe, colorée par le picrocarminate, traitée par l'acide acétique dilué, est conservée dans la glycérine contenant 1 pour 100 d'acide formique. — *gl*, gaîne lamelleuse, dont les lames gonflées par l'acide montrent la coupe de fibres élastiques sous forme de points ou de petits cercles *e*, et les noyaux de l'endothélium *n*; *c*, tissu conjonctif intrafasciculaire; *tn*, tubes nerveux (*Voy.* p. 194).

Fig. 5. — Sciatique du chien. Coupe transversale, faite après dessiccation du nerf, et colorée au picrocarminate. La préparation a été conservée dans la glycérine contenant 1 pour 100 d'acide formique. — *n*, faisceaux nerveux; *c*, tissu conjonctif périfasciculaire au point de séparation de deux faisceaux nerveux; *gl*, gaîne lamelleuse; *cl*, cloison montrant la manière dont se comporte la gaîne lamelleuse d'un gros faisceau nerveux au niveau de sa bifurcation; *v*, vaisseau traversant la gaîne lamelleuse (*Voy.* p. 215).

PLANCHE IV

Fig. 1. — Gros faisceau nerveux du sciatique du rat. Les vaisseaux sanguins de l'animal ont été injectés avec une masse au carmin, additionnée de gélatine: une injection interstitielle de bleu de Prusse liquide additionné de gélatine a été faite dans le tissu conjonctif intrafasciculaire. Le nerf sciatique maintenu en extension physiologique a été plongé dans l'alcool absolu. — Coupe transversale après durcissement.

gl, gaîne lamelleuse; *a*, artère; *v*, capillaire sanguin; *b*, voies du plasma le long des lames intrafasciculaires ou dans le tissu conjonctif intrafasciculaire autour des tubes nerveux *tn* (*Voy.* p. 253).

Fig. 2. — Nerf sciatique d'une grenouille verte, dont les vaisseaux sanguins ont été injectés avec une masse de carmin à la gélatine. Le nerf tout entier a été ensuite plongé dans l'alcool absolu, éclairci par l'essence de girofle et monté en préparation persistante dans le baume du Canada. La portion du nerf qui a été recueillie est constituée par un seul faisceau, et tous les vaisseaux qui y sont figurés sont contenus dans l'intérieur de ce faisceau, en dedans de la gaîne lamelleuse (*Voy.* p. 244).

Fig. 3 et 4. — Deux tubes nerveux du sciatique du lapin, fixés par l'acide osmique après que le nerf a subi pendant cinq heures l'action de l'eau salée à 1 pour 200 à la température de 36°.

Les espaces clairs qui correspondent aux étranglements annulaires sont agrandis. A la place de la myéline se trouve une substance granuleuse dans laquelle se sont formées des vacuoles, *v*. Le cylindre-axe, *cy*, qui traverse cet espace, est gonflé et présente une striation longitudinale très-apparente. La membrane de Schwann, *s*, s'accuse par un double contour, et les étranglements *e*, bien qu'élargis, sont encore reconnaissables. En même temps que la gaîne médullaire a été refoulée de chaque côté de l'étranglement, la myéline a formé des boules distinctes *g*. — L'examen de ces tubes a été fait dans l'eau (*Voy.* p. 268).

Fig. 5. — Tube nerveux du sciatique du lapin, modifié sous l'influence de l'immersion dans l'eau salée à 1 pour 200. Les altérations sont plus marquées que dans les tubes représentés figures 3 et 4. Le cylindre-axe *cy* gonflé, remplit le calibre du tube au niveau de l'étranglement *e*; la myéline *my* a été refoulée. — L'examen a été fait dans la glycérine (*Voy.* p. 268).

Fig. 6. — Cellules lymphatiques recueillies dans une portion écrasée du nerf sciatique du rat, trois jours après l'opération. Le nerf a d'abord été fixé au moyen d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100. — *a*, cellule lymphatique contenant des globules rouges du sang; *a'*, cellule lymphatique contenant des globules rouges du sang et des gouttes de myéline; *b*, cellules lymphatiques contenant des gouttes de myéline (*Voy.* T. II, p. 27).

Fig. 7. — Cellules lymphatiques de la cavité péritonéale du cochon d'Inde, contenant des gouttelettes de myéline, *my*.

La myéline, provenant de la moelle épinière d'un autre cochon d'Inde, avait été injectée dans la cavité abdominale vingt-quatre heures auparavant; une goutte de lymphe recueillie sur la lame de verre porte-objet avait été mélangée sur cette dernière avec une goutte d'acide osmique à 1 pour 100. Coloration au picrocarminate. Conservation dans la glycérine (*Voy.* p. 302).

Fig. 8 et 9. — Deux tubes nerveux du segment périphérique du nerf sciatique du lapin, sectionné cinquante heures auparavant. — Dissociation après une macération de vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100; examen dans l'eau.

n, noyau du segment interannulaire gonflé et détaché de la gaîne de Schwann; *p*, masse protoplasmique dans laquelle on remarque des granulations graisseuses et des gouttes de myéline, *g* et *my*. — La gaîne de myéline est complétement interrompue au niveau du noyau et dans son voisinage; en *a*, elle est étranglée (*Voy.* p. 355).

Fig. 10. — Deux tubes nerveux du segment périphérique du nerf sciatique d'un lapin sectionné depuis cinq jours.

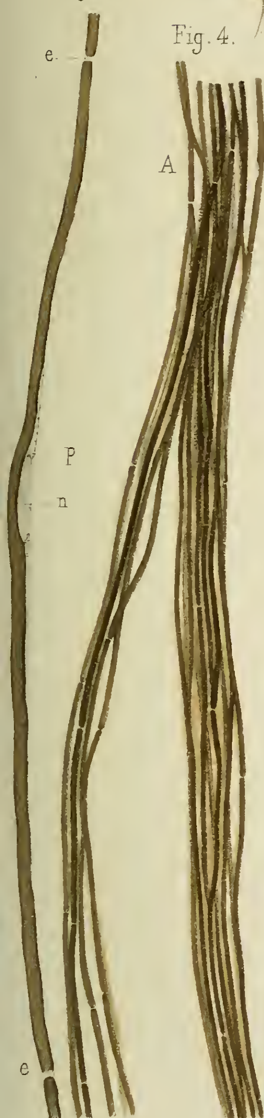
Après avoir séjourné dix jours dans une solution d'acide chromique à 3 pour 1000, le nerf a été dissocié. Les tubes nerveux, isolés ou en petits groupes, ont été placés dans une solution de picrocarminate à 1 pour 100 pendant vingt-qnatre heures. Puis, après avoir été lavés, ils ont été déshydratés par l'alcool, éclaircis au moyen de l'essence de girofle et montés dans le baume du Canada. — Les cylindres-axes, *cy*, colorés fortement en rouge par le carmin, sont divisés en fragments irréguliers et d'inégale grandeur (*Voy*. p. 229).

Fig. 11. — Tubes nerveux du segment périphérique du nerf sciatique du lapin, recueillis quatre jours après la section. Le nerf a été plongé dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100, où il a séjourné pendant un mois ; puis il a été dissocié, et les petits faisceaux nerveux ont été placés pendant vingt-quatre heures dans un mélange de picrocarminate et de glycérine. — *cy*, fragments de cylindre-axe revenus sur eux-mêmes, plus ou moins tortueux, enfoncés dans des masses de myéline, *my*; *p*, protoplasma gonflé et granuleux ; *n*, noyau du segment interannulaire (*Voy*. p. 329).

Typographie Lahure, rue de Fleurus, 9, à Paris. [19 333]

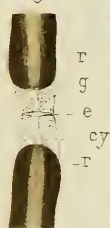


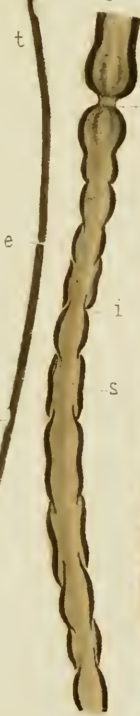














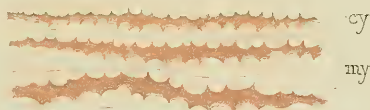




A. Karmanski ad nat. del. et lith.

Imp. Becquet, Paris.



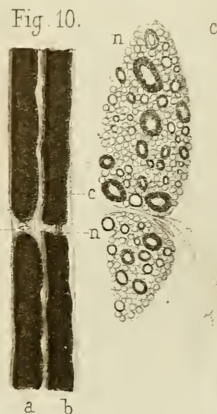








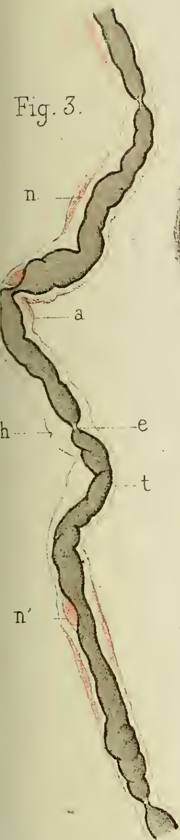




A. Karmanski ad nat. del. et lith.

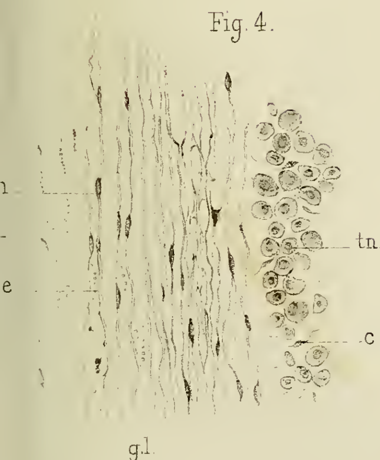
Imp. Becquet, Paris.

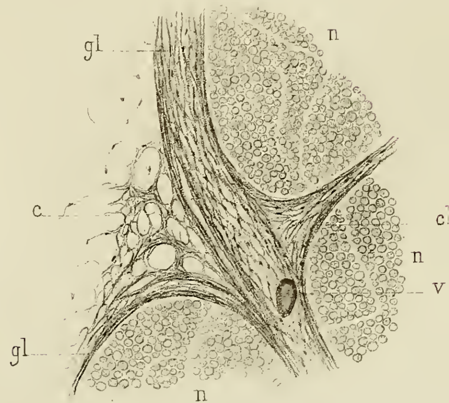
Fig. 1.



v
c
gl
c'
v
l
l







A. Karmanski ad nat. del. et lith.

Imp. Becquet, Paris.

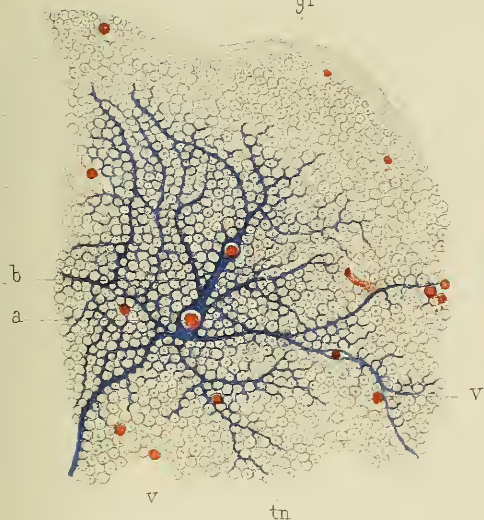


Fig. 1.



Fig. 10.

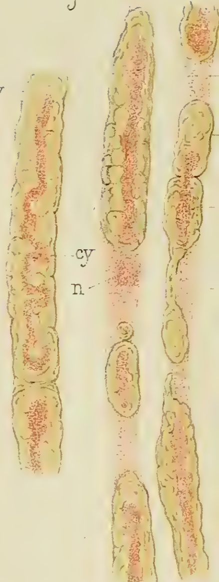


Fig. 11.



Fig. 6.



Fig. 2.



Fig. 7.



Fig. 9



Fig. 8.

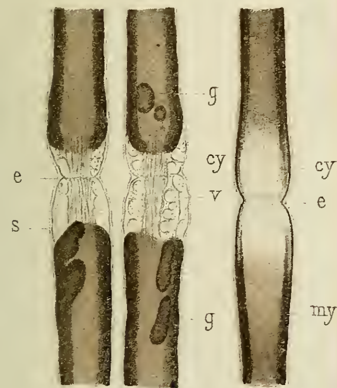


Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5.

A. Karmanski ad nat. del. et lith.

Imp. Becquet. P

F. Savy, Editeur

LEÇONS

SUR L'HISTOLOGIE DU

SYSTÈME NERVEUX

II

MÊME LIBRAIRIE

TRAITÉ D'HISTOLOGIE ET D'HISTOCHIMIE

PAR

H. FREY

Professeur à l'université de Zurich

DEUXIÈME ÉDITION FRANÇAISE, TRADUITE DE L'ALLEMAND SUR LA 5e ÉDITION

PAR LE Dr P. SPILLMANN

Ancien chef des travaux d'anatomie pathologique
à la Faculté de médecine de Nancy

PARIS, 1877. 1 FORT VOLUME IN-8 DE 800 PAGES, AVEC 530 GRAVURES DANS LE TEXTE

PRIX : **16** FRANCS

PRÉCIS D'HISTOLOGIE

PAR

H. FREY

TRADUIT DE L'ALLEMAND

PAR LE Dr P. SPILLMANN

PARIS, 1878. 1 VOLUME IN-18 DE 380 PAGES AVEC 208 GRAVURES DANS LE TEXTE

PRIX : **5** FRANCS

Typographie Lahure, rue de Fleurus, 9, à Paris.

LEÇONS

SUR L'HISTOLOGIE

DU

SYSTÈME NERVEUX

PAR

M. L. RANVIER

PROFESSEUR D'ANATOMIE GÉNÉRALE AU COLLÉGE DE FRANCE

RECUEILLIES

PAR M. ED. WEBER

PRÉPARATEUR DU COURS

TOME SECOND

AVEC FIGURES DANS LE TEXTE
ET 8 PLANCHES CHROMOLITHOGRAPHIÉES

PARIS

LIBRAIRIE F. SAVY

77, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 77

1878

HISTOLOGIE

DU

SYSTÈME NERVEUX

VINGT ET UNIÈME LEÇON

(22 FÉVRIER 1877)

Dégénération des nerfs sectionnés.

Dégénération du segment périphérique d'un nerf sectionné, quatre jours après la section. (*Suite.*) — Phases successives de la multiplication des noyaux. — Comparaison de ce processus avec d'autres processus analogues. — Moyen d'observer directement la multiplication des noyaux.

Processus dégénératif à partir du quatrième jusqu'au vingt-cinquième jour. — Segmentation progressive de la myéline. — La coloration des boules de myéline par l'acide osmique varie d'intensité, indépendamment de leur grosseur. — Elle tient à leur richesse plus ou moins grande en matière grasse.

Migration des noyaux dans l'intérieur du segment interannulaire. — Hypothèses sur le mécanisme qui la produit. — Période d'arrêt du processus dégénératif.

Modifications des fibres de Remak, du tissu conjonctif intrafasciculaire, des vaisseaux sanguins et de la gaîne lamelleuse. — Toutes les cellules conjonctives et endothéliales se chargent de granulations graisseuses.

MESSIEURS,

Nous nous sommes arrêtés, dans l'histoire des modifications qui se produisent dans le segment périphérique d'un nerf sectionné, aux altérations que présentent les tubes

nerveux vers le cinquième jour après la section. Je vous ai parlé en dernier lieu de la multiplication des noyaux des segments interannulaires. Je reprends aujourd'hui cette question en détail.

La multiplication des noyaux dans le segment périphérique commence à se manifester vers le cinquième jour qui suit la section, chez la plupart des animaux dont je vous ai parlé, le lapin, le rat, le cochon d'Inde, le pigeon. C'est ce dernier animal que je vous conseille de choisir pour faire cette étude. Il est vrai que chez lui les divers phénomènes de la dégénération ne sont bien accusés que le troisième jour; mais, à partir de ce moment, le processus est très-actif, et la multiplication des noyaux se fait avec rapidité. Comme, d'autre part, les altérations n'ont pas atteint le même degré dans tous les tubes nerveux, il s'ensuit que, dans une même préparation, on pourra observer, non loin les uns des autres, les différents stades de la multiplication.

Je dois vous indiquer d'abord la méthode qu'il convient d'employer pour reconnaître les faits. Les nerfs seront fixés soit par l'acide osmique, soit par le bichromate d'ammoniaque. Si l'on choisit l'acide osmique, il ne faut pas laisser la macération se poursuivre pendant longtemps, afin qu'il soit possible de colorer ensuite les éléments. C'est ainsi que, pour un segment du nerf sciatique du pigeon, il suffit d'un séjour d'une heure dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100 ou à 1 pour 200. Après cela, le nerf est dissocié en petits groupes de tubes nerveux qui sont placés dans le picrocarminate pendant quelques heures; puis, la dissociation est poursuivie et complétée dans l'eau, et pour finir la préparation il suffit d'ajouter de la glycérine.

Lorsque l'on fait usage du bichromate d'ammoniaque,

le nerf étant dissocié après un séjour convenable dans le réactif, les petits groupes de tubes nerveux sont également placés dans le picrocarminate. Les noyaux s'y colorent rapidement; aussi n'est-il pas nécessaire de laisser séjourner longtemps les tubes nerveux dans le réactif colorant.

Les faits que vous observerez sur des préparations obtenues à l'aide de l'une ou de l'autre des deux méthodes que je viens de vous indiquer vous permettront de vous rendre compte de la manière dont se fait la multiplication des noyaux. En effet, l'observation directe du phénomène dont il s'agit peut être remplacée par celle de ses stades successifs. En groupant d'après leur ressemblance les diverses modifications que nous constaterons, il nous sera facile de les ranger dans l'ordre suivant lequel elles se sont produites, et nous en obtiendrons ainsi une série continue qui ne nous laissera aucun doute sur la marche du processus (Pl. I, fig. 1). Je ne puis pas vous montrer ici tous ces stades, mais j'ai disposé sous ces microscopes des préparations où vous observerez les plus importants d'entre eux.

Dans un premier stade, vous verrez le noyau situé à peu près au milieu du segment interannulaire et muni d'un nucléole volumineux. Il est facile de s'assurer que le volume de ce nucléole est accru, en le comparant aux nucléoles examinés à l'aide des mêmes méthodes dans les nerfs normaux du même animal.

Dans un second stade, le noyau a subi un plus grand accroissement, et le nucléole qu'il renferme est en forme de bissac.

Dans un troisième stade, le noyau est en général plus volumineux encore, et il contient deux nucléoles distincts, plus ou moins écartés l'un de l'autre.

Dans un quatrième stade, le noyau, qui contient deux nucléoles, a lui-même une forme de bissac. Cette forme

varie du reste suivant la disposition du point resserré qui se remarque en son milieu; tantôt c'est une dépression d'un seul côté, qui lui fait prendre l'aspect d'un haricot, tantôt une incisure étroite et profonde, comme faite avec un instrument tranchant, tantôt une légère dépression des deux côtés qui lui donne alors vraiment la forme en bissac et justifie le nom sous lequel nous avons désigné ce commencement de division.

Dans un cinquième stade enfin, il existe deux noyaux voisins l'un de l'autre, plus petits que ceux observés dans les stades précédents, et possédant chacun un nucléole.

Tous ces stades se reconnaissent de la façon la plus nette. Leur observation successive nous fait comprendre, je le répète, comment se fait la multiplication des noyaux. Il est évident que le nucléole se divise en premier lieu. Puis le noyau, présentant à son milieu une dépression de plus en plus accentuée, finit par se séparer à son tour en deux noyaux de nouvelle formation.

Sur une préparation qui provient d'un autre nerf et qui correspond à un stade plus avancé, vous remarquerez quatre noyaux situés à côté l'un de l'autre. Le protoplasma s'est condensé autour de chacun d'eux, et chacun paraît ainsi en posséder sa part distincte de celle des autres. Ce n'est pas là le cas le plus habituel, car généralement la masse protoplasmique reste indivise; mais enregistrons cette observation puisqu'elle se présente; elle pourra nous être utile dans la suite.

Les faits que je viens de vous indiquer vous montrent que, dans le segment interannulaire, la multiplication des noyaux s'effectue suivant le mécanisme classique. C'est ainsi, en effet, que, dans tous les traités d'histologie, on décrit la manière dont se produit la multiplication des noyaux et des cellules.

Dans ces derniers temps, divers auteurs, Bütschli, Fol, Auerbach, Strasburger, Balbiani et d'autres encore, ont étudié ce même processus dans l'ovule des animaux inférieurs et y ont observé des phénomènes singuliers différant notablement de ce que nous voyons se passer dans le tube nerveux. Je n'insisterai pas sur ces phénomènes, vous renvoyant pour la description des observations de ces auteurs et pour les indications bibliographiques au dernier travail de M. Balbiani[1]. Moi-même j'ai trouvé dans les cellules lymphatiques de l'axolotl des éléments très-convenables pour l'étude de la division du noyau, parce que ce noyau y est visible à l'état vivant, tandis que, comme vous le savez, il ne devient nettement distinct chez la grenouille et chez les mammifères qu'après la mort de la cellule. Je ne vous donnerai pas ici les détails de mes observations; je vous dirai seulement que, dans les cellules lymphatiques de l'axolotl, outre les mouvements amiboïdes expansifs qui en modifient la forme extérieure, j'ai constaté l'existence de mouvements intérieurs, sous l'influence desquels on voit le noyau prendre des formes variées. Ainsi, ce noyau est tantôt replié, tantôt contourné, tantôt étranglé sur un point ou sur un autre, et enfin je l'ai vu sectionné en deux portions sous l'influence de l'activité du protoplasma.

Dans les tubes nerveux du segment périphérique d'un nerf sectionné, nous ne voyons aucun indice d'un phénomène semblable. Le noyau interannulaire présente toujours une forme arrondie, à quelque phase du processus de division que nous le surprenions. On pourrait objecter que cet aspect est dû au mode de préparation que nous employons, et que les formes variées que pouvaient posséder les noyaux vivants ont été ramenées par l'action brusque de l'acide os-

[1] Balbiani. Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire. — *Comptes rendus*, 30 oct. 1876.

mique à la forme sphérique ou ovalaire. Mais, si l'on traite par le même réactif des cellules lymphatiques, on reconnaît que les noyaux y présentent encore leurs formes diverses, contournées ou serpentines. L'acide osmique n'altère donc pas considérablement la forme des noyaux, et je suis fondé à croire que dans les tubes nerveux leur division se fait sans qu'ils cessent d'être arrondis.

Les modifications dont je viens de vous montrer et de vous décrire les différents stades pourraient être observées directement dans leur succession sur des nerfs vivants ; mais l'expérience exigerait un temps très-long et devrait être faite en été. Voici comment il faudrait s'y prendre : après avoir coupé à une grenouille le nerf pneumogastrique, on attendrait vingt-cinq à quarante jours que la dégénération commençât ; c'est la période qui, chez cet animal, correspond au cinquième jour après la section chez les animaux à sang chaud. Puis, examinant le poumon à l'aide de l'appareil de Holmgren (voy. t. I, p. 97), on y rechercherait les tubes nerveux en voie de dégénération, on disposerait sous l'objectif un de ces tubes, et, au moyen d'observations successives faites d'heure en heure, par exemple pendant deux ou trois jours, on réussirait peut-être à être témoin des phases de la division du noyau d'un segment interannulaire.

Comme il est difficile de savoir exactement combien de temps après la section commence la multiplication des noyaux, et par conséquent de déterminer le moment auquel il faudrait se mettre à l'observation des tubes nerveux dans le poumon, nous suppléerons à cette lacune de la façon suivante : nous choisirons deux grenouilles, aussi semblables que possible, et nous pratiquerons en même temps chez l'une la section d'un des nerfs pneumogastriques, chez l'autre, celle de l'un des nerfs sciatiques. Nous conser-

verons ensuite ces deux grenouilles ensemble pendant vingt-cinq à trente jours. Au bout de ce temps, et lorsque l'absence d'excitabilité du segment inférieur du nerf sciatique nous aura démontré que la dégénération y a atteint son premier degré et que les cylindres-axes sont interrompus, nous réséquerons une portion de ce nerf; nous le dissocierons après en avoir fixé les éléments au moyen de l'acide osmique, et nous rechercherons si la multiplication des noyaux a commencé dans les tubes nerveux. Si elle ne se manifeste pas encore, nous attendrons deux ou trois jours, puis nous examinerons un nouveau tronçon du nerf sciatique. Lorsque, par ces observations successives, nous aurons reconnu que les noyaux des segments interannulaires commencent à se multiplier, nous opérerons sur l'autre grenouille, et il est probable que, en examinant les ramifications du pneumogastrique dans le poumon, nous réussirons à y être témoins de la succession des phénomènes de multiplication.

Une expérience de ce genre serait évidemment tout à fait démonstrative; cependant, même avant de l'avoir faite, nous pouvons affirmer que les noyaux se multiplient bien réellement par division, puisque nous avons sous les yeux des phases de ce processus si rapprochées l'une de l'autre qu'elles équivalent, pour ainsi dire, à une observation continue. Aussi je ne m'explique pas comment les auteurs les plus récents qui traitent de cette question ne partagent pas à ce sujet la manière de voir que je vous ai exposée. Il faut évidemment qu'ils n'aient pas choisi de bons objets d'étude ou qu'ils aient employé des modes de préparation insuffisants.

L'ensemble des faits que je viens de décrire montre qu'il faut rejeter complétement la manière de voir déjà ancienne et assez originale de M. Schiff. Suivant cet

auteur, les nombreux noyaux que l'on distingue à cette période dans les tubes nerveux des nerfs sectionnés y existeraient à l'état normal, mais ils seraient masqués par la myéline. Dans les tubes nerveux dégénérés, ils deviendraient apparents au fur et à mesure que la gaîne médullaire est résorbée.

A l'époque où M. Schiff émettait cette opinion, il était assez difficile de la réfuter. On ignorait le nombre normal des noyaux dans un tube nerveux; on ne savait même pas s'ils sont en dehors, en dedans ou dans l'épaisseur de la gaîne de Schwann. Aujourd'hui que nous connaissons les segments interannulaires et que nous pouvons les mesurer, il nous est facile de calculer exactement combien de noyaux il y a à l'état normal dans une longueur donnée d'un tube nerveux; ainsi, chez le lapin adulte, où les segments interannulaires mesurent un millimètre en moyenne, nous savons que, sur une longueur d'un centimètre, un tube nerveux normal possède dix noyaux. Si donc, dans cette même longueur, nous en trouvons un nombre beaucoup plus grand, nous serons certains qu'il s'est produit une multiplication.

Dans la description que je vous ai donnée des phénomènes de la dégénération, je me suis arrêté à ceux que l'on observe le quatrième jour après la section, en empiétant un peu sur les jours suivants pour ce qui est relatif au cylindre-axe. Étudions maintenant les modifications qui se manifestent depuis le quatrième jour jusqu'au vingt-cinquième jour, et même jusqu'à la fin du processus dégénératif.

Je crois nécessaire de vous rappeler que je ne m'occupe en ce moment que du segment périphérique, et que j'en

excepte encore une portion située au voisinage immédiat de la section, et d'une longueur de quelques millimètres.

A partir du quatrième jour, les noyaux continuent à se multiplier, le protoplasma devient plus abondant, et la segmentation de la myéline se poursuit en donnant lieu à la formation de boules de plus en plus petites. Enfin, à une époque que l'on ne saurait indiquer d'une façon précise, la myéline, plus ou moins finement segmentée, s'accumule en certains points des tubes nerveux, et les noyaux cessent de se multiplier. Dans les points occupés par la myéline, le tube nerveux est renflé; dans le reste de sa longueur, au contraire, il est revenu sur lui-même, et son calibre est rempli par des noyaux allongés rangés en série.

Les gouttes de myéline, qui occupent seulement les parties renflées du tube, présentent, après l'action de l'acide osmique, des teintes variées allant du gris clair au noir foncé. Ce phénomène est très-marqué du onzième au vingtième jour après la section, comme vous le reconnaîtrez sur la préparation que j'ai disposée à cet effet devant vous. En l'examinant, vous remarquerez que l'intensité de la coloration n'est pas en rapport avec la dimension des boules. Dans un même tube nerveux, vous observerez des boules d'un diamètre relativement considérable et qui sont à peine teintées, tandis que tout à côté il s'en trouve de beaucoup plus petites qui sont beaucoup plus noires.

Il est impossible d'attribuer cette différence à une pénétration plus ou moins complète de l'acide osmique. En effet, comme les boules que nous observons sont toutes dans un même tube nerveux, et que par conséquent elles ont toutes été exposées à l'action du réactif de la même façon et pendant le même temps, on ne peut guère supposer que l'acide osmique aurait pénétré plus facilement dans des boules plus petites que dans des boules plus grosses. Cette différence de

coloration a donc une autre cause, et je crois qu'elle dépend de la constitution chimique de ces boules. La myéline paraît, en effet, être formée par la combinaison d'une matière protéique et d'une matière grasse ; cette dernière seule, nous le savons, détermine la couleur noire des boules par la réduction de l'acide osmique. Par conséquent, si la proportion de matière grasse est considérable dans une boule de myéline, celle-ci, quelle que soit sa dimension, se colorera d'une manière intense. Si cette proportion est plus faible, la boule prendra au contraire une teinte moins foncée. Il y a donc tout lieu de croire que les boules qui se colorent faiblement ont perdu une quantité plus considérable que les autres de leur matière grasse constitutive.

En dehors des amas de myéline, le tube nerveux paraît être formé uniquement par la membrane de Schwann, les noyaux et une substance intermédiaire. Cette substance, qui est le protoplasma du segment interannulaire, est striée suivant sa longueur.

Les auteurs attribuent généralement la striation longitudinale qui se remarque à cette période dans les tubes nerveux aux plis que feraient les gaînes vides revenues sur elles-mêmes. Pour vérifier cette opinion, il est nécessaire d'avoir recours à des coupes transversales. En effet, si la gaîne de Schwann est réellement plissée, sa section transversale devra être représentée par un anneau festonné.

Je soumets à votre observation une coupe transversale pratiquée sur le segment périphérique d'un nerf enlevé le vingt-huitième jour après la section. Le durcissement a été obtenu par une macération de huit jours dans l'acide chromique suivie d'un séjour de vingt-quatre heures dans l'alcool ; la coupe a été colorée au moyen du picrocarminate. En examinant cette préparation, vous serez tout d'abord frappés de la différence considérable du diamètre des tubes

nerveux. Tandis que beaucoup d'entre eux sont très-petits, on en remarque un certain nombre qui présentent une dimension beaucoup plus considérable. Quelques-uns de ces derniers seulement montrent des cylindres-axes dans leur intérieur.

Les connaissances que l'examen des nerfs dissociés nous a fait acquérir sur l'état des tubes nerveux dégénérés (voy. t. I, p. 522) nous permettront de nous expliquer aisément ces différences. Les tubes nerveux étant devenus moniliformes, ceux qui ont été sectionnés au niveau d'une portion renflée sont représentés par de grands cercles, tandis que les cercles plus petits correspondent à ceux que la coupe a atteints au niveau de leurs parties rétractées (Pl. I, fig. 8). Ce qui achève la démonstration, c'est que les cercles larges sont incolores, et que dans quelques-uns se voient des gouttes de myéline, tandis que les petits sont d'une couleur rosée. En effet, les portions renflées des tubes nerveux sont remplies par de la myéline, qui ne se colore pas par le picrocarminate, tandis que les portions rétrécies, qui sont représentées par les petits cercles, sont au contraire occupées par la masse protoplasmique, qui est teinte par le carmin.

Si nous examinons maintenant plus attentivement la circonférence des cercles du plus petit diamètre, nous constaterons qu'elle est parfaitement régulière et n'offre aucune trace de festons. Nous devons en conclure que la striation observée sur les tubes nerveux examinés suivant leur longueur est due non à des plis de la gaîne, mais à un arrangement particulier du protoplasma dans son intérieur.

L'observation attentive des noyaux des tubes nerveux dégénérés soulève un nouveau problème qui n'est pas

sans intérêt, mais dont la solution n'est pas encore trouvée.

Vous avez vu que le noyau, situé normalement au milieu du segment interannulaire, s'est d'abord hypertrophié à la suite de la section du nerf, puis divisé en deux, et ensuite en quatre noyaux, qui, tantôt compris dans une masse protoplasmique commune, tantôt possédant chacun une part de protoplasma plus ou moins distincte, occupent, de même que le noyau qui leur a donné naissance, le milieu du segment interannulaire. Mais plus tard il n'en est plus ainsi. Entre le cinquième et le vingtième jour, outre les noyaux compris dans une masse protoplasmique commune et occupant le centre du segment interannulaire, on en remarque un plus ou moins grand nombre d'autres qui sont dispersés dans toute la longueur de ce segment et jusqu'au voisinage de ses extrémités. Ces noyaux sont séparés les uns des autres par une quantité plus ou moins grande de gouttes ou de boules de myéline.

Or, comme le segment interannulaire a environ un millimètre de longueur, tandis que les noyaux dont nous nous occupons n'ont guère qu'un centième de millimètre, leur déplacement depuis le milieu du segment jusqu'à son extrémité est pour eux un long voyage.

Le problème que nous devons nous poser est donc celui-ci : Quel est le mécanisme par lequel s'accomplit le déplacement des noyaux dans l'intérieur du segment interannulaire? Nous pouvons à ce sujet faire deux hypothèses. D'après la première, la masse protoplasmique qui remplit tout le segment posséderait des mouvements semblables à ceux que l'on connaît dans le protoplasma de certaines cellules végétales; le transport du noyau serait dès lors dû à l'activité motrice de l'élément cellulaire. D'après la seconde, cet élément ne jouerait aucun rôle actif, et le déplacement

des noyaux se produirait par l'interposition de quantités nouvelles de protoplasma, qui agiraient comme des coins pour les écarter les uns des autres.

Dans l'état actuel de la science, il est difficile de décider laquelle de ces deux hypothèses est la vraie ; peut-être ne sont-elles exactes ni l'une ni l'autre. Cependant la présence de boules de myéline entre les différents noyaux semble indiquer que le déplacement s'est fait par des mouvements amiboïdes du protoplasma. La question ne pourrait être résolue que par une observation directe, qu'il faudrait faire, comme je vous l'ai dit, sur le poumon de la grenouille après la section du pneumogastrique (voy. p. 6).

Une autre question que nous devons encore examiner à propos de la multiplication des noyaux et de l'accroissement du protoplasma dans les tubes nerveux est la suivante : Jusqu'à quel degré s'étend cette prolifération cellulaire? On serait tenté de croire *à priori* qu'elle doit continuer indéfiniment jusqu'à la régénération, et que, par suite, les tubes nerveux devront augmenter considérablement de diamètre. Il n'en est pas ainsi. Après les premiers phénomènes de multiplication que je vous ai décrits, le processus s'arrête ou du moins se ralentit beaucoup, et, depuis le dixième jour environ jusqu'à la régénération, il existe ce que l'on pourrait appeler une période d'état. En employant cette expression, je ne veux pas dire, notez-le bien, que, pendant tout le temps qui s'écoule entre le vingtième et le soixante-douzième jour, il ne se passe absolument aucun changement dans le nerf; seulement les phénomènes qui s'y produisent sont très-lents relativement à ceux que l'on observe entre le deuxième et le septième jour. Pendant toute cette période, le nerf ne paraît pas plus volumineux qu'à l'état normal, quelquefois même il semble aminci; cela tient à ce que la perte de volume ré-

sultant de la disparition de la myéline n'est pas compensée ou l'est à peine par les noyaux et le protoplasma de nouvelle formation.

En terminant cette étude des modifications des tubes nerveux à myéline, je dois attirer votre attention sur un dernier fait. Si vous examinez le segment périphérique du quinzième au vingt-cinquième jour après la section, vous y remarquerez des masses globuleuses, arrondies ou fusiformes, avec deux bouts plus ou moins effilés. Ces masses, composées de gouttes de myéline maintenues ensemble par du protoplasma, paraissent être des portions de tubes nerveux isolées par le ramollissement et la fonte des parties intermédiaires.

Je ne m'étendrai pas plus longuement sur ce fait, que je tenais cependant à vous signaler, parce qu'il prendra une certaine importance lorsque je vous parlerai de l'interprétation des phénomènes de régénération.

Jusqu'à présent toute notre attention s'est portée sur les tubes nerveux à myéline. J'ai laissé de côté à dessein tous les autres éléments du nerf, les fibres de Remak, le tissu conjonctif, les vaisseaux sanguins et la gaîne lamelleuse.

Reprenons l'étude de ces différentes parties depuis e quatrième jour, c'est-à-dire depuis le moment où la dégénération est bien accusée.

En examinant les fibres de Remak sur un nerf de lapin, de rat, de cochon d'Inde, de pigeon, enlevé quatre jours après la section et dont les éléments, après avoir été fixés par l'acide osmique, ont été dissociés et colorés par le picrocarminate, on reconnaît que les noyaux de ces fibres sont hypertrophiés et possèdent plusieurs nucléoles. Leur

contour présente à son milieu une légère dépression, de manière à indiquer vaguement une forme de bissac (Pl. I, fig. 4).

Dans l'intérieur des fibres de Remak, aussi bien au voisinage du noyau que sur le reste de leur longueur, se remarquent, dispersés irrégulièrement, des grains arrondis qui deviennent clairs quand on éloigne l'objectif, obscurs quand on le rapproche, et qui sont constitués par conséquent par une substance moins réfringente que le reste de la fibre. Ces vacuoles (car nous donnons, comme vous le savez, le nom de vacuoles à toutes les granulations ayant une réfringence moindre que le milieu dans lequel elles sont plongées, quel que soit du reste leur état, solide, liquide ou gazeux) sont accompagnées ou remplacées du cinquième au septième jour par des granulations graisseuses, qui présentent des caractères optiques exactement inverses.

Notons encore que jamais, quel que soit le réactif employé pour cette recherche, il n'apparaît dans l'intérieur des fibres de Remak des granulations ayant le caractère de la myéline.

Portons maintenant notre attention sur le tissu conjonctif. Il ne paraît pas survenir de transformations importantes dans les fibres intrafasciculaires. En revanche, les cellules connectives qui les accompagnent présentent des modifications assez considérables. Au début, il se montre dans leur protoplasma des gouttelettes peu réfringentes ; du cinquième au quinzième jour, on y observe des granulations graisseuses très-nettes (Pl. I, fig. 5). Jamais il ne s'y rencontre de gouttes de myéline, excepté dans le voisinage immédiat de la section (voy. t. I, p. 294-310), que je ne comprends pas dans cette description. Les cellules connectives, ainsi chargées de granulations graisseuses, ont un corps beaucoup mieux marqué qu'à l'état normal ; on peut dès lors mieux en

suivre la forme et l'étendue, et apprécier d'une manière plus exacte les saillies et les dépressions dues à l'empreinte des parties voisines.

Vers le vingt-cinquième ou le trentième jour, dans la période qui précède immédiatement la régénération, quelques-unes de ces cellules possèdent les caractères les plus singuliers. Ainsi, au vingt-cinquième jour, chez le cochon d'Inde, on en rencontre qui sont devenues globuleuses, possèdent un noyau ovalaire muni d'un ou de deux nucléoles, et dont la masse, dépourvue de membrane enveloppante, prend une coloration gris bleuâtre uniforme par l'action de l'acide osmique.

Les cellules endothéliales des vaisseaux capillaires, des artérioles et des veinules se comportent comme les cellules du tissu conjonctif. Il s'y manifeste d'abord des vacuoles, puis des granulations franchement graisseuses.

Il en est de même pour les cellules endothéliales de la gaîne lamelleuse; mais le processus s'y passe plus tardivement et s'y montre d'une façon moins prononcée que dans les autres cellules dont nous venons de nous occuper.

En résumé, dans le segment périphérique d'un nerf sectionné, toutes les masses protoplasmiques : protoplasma du segment interannulaire, protoplasma des cellules conjonctives, protoplasma des cellules endothéliales des vaisseaux et des cellules endothéliales de la gaîne lamelleuse, s'infiltrent de granulations graisseuses.

Nous devons nous demander par quel mécanisme il s'accumule de la graisse dans l'intérieur de ces diverses espèces de cellules. Pour essayer de nous en rendre compte, reportons-nous à l'expérience que nous avons faite il y a quelques jours, en introduisant de la myéline dans la cavité péritonéale d'un cochon d'Inde. Vous vous rappelez (voy. t. I, p. 504) que, vingt-quatre heures après l'injec-

tion, les cellules endothéliales du grand épiploon sont chargées de granulations graisseuses. Cherchant à expliquer ce phénomène, je vous ai dit que très-probablement la matière grasse de la myéline est transformée en un savon soluble et absorbée à cet état par les cellules endothéliales, dans l'intérieur desquelles elle reprend ensuite ses caractères optiques.

Il doit se produire, dans le segment périphérique d'un nerf sectionné, des modifications analogues de la myéline. Très-probablement, cette substance, sous l'influence de l'activité du protoplasma du segment interannulaire, subit une première digestion, par suite de laquelle elle est transformée en un savon organique, de telle sorte que, sans être détruite, la graisse qui en fait partie devient soluble. A cet état, celle-ci serait dialysée par la membrane de Schwann et, se répandant dans l'espace lymphatique du faisceau nerveux, arriverait au contact des cellules connectives et des cellules endothéliales des vaisseaux et de la gaîne lamelleuse. Le protoplasma de ces diverses cellules absorberait ces matières grasses solubles, et les transformant ensuite leur rendrait leurs caractères optiques primitifs.

Une observation que nous avons faite il y a peu de temps vient à l'appui de cette hypothèse. Vous vous rappelez que, vers le vingtième jour après la section, nous avons remarqué, dans l'intérieur d'un même tube nerveux, des boules de myéline fortement colorées par l'acide osmique à côté d'autres qui étaient à peine teintées (voy. p. 9). Nous avons dû attribuer le peu de coloration de ces dernières à ce qu'elles contiennent une moins forte proportion de matière grasse. Cette observation prouve que, pendant la dégénération, la constitution chimique de la myéline change, et elle vient nous confirmer dans l'opinion que nous avons émise, à savoir que les granulations graisseuses accumulées dans

tous les éléments cellulaires du faisceau nerveux proviennent de la décomposition de cette substance.

Nous avons examiné avec attention et dans tous ses détails la dégénération du segment périphérique d'un nerf sectionné. Maintenant que nous avons une connaissance exacte de tous les faits relatifs à cette dégénération, nous devons nous demander quelle est leur nature. Les altérations que nous avons vues se produire dans les tubes nerveux sont-elles passives, analogues à la mort, à la gangrène, à l'atrophie; ou bien sont-elles au contraire le résultat d'un processus actif, tel que celui de l'inflammation ou de la formation des tumeurs?

VINGT-DEUXIÈME LEÇON

(27 FÉVRIER 1877)

Dégénération des nerfs sectionnés.

Nature du processus dégénératif. — Distinction des processus actifs et des processus passifs. — Ostéite et nécrose. — La dégénération des nerfs est un processus actif. Preuves à l'appui : la vie fonctionnelle du cylindre-axe ne cesse qu'au moment où il est interrompu par le protoplasma ; il ne peut donc agir comme un corps étranger qui déterminerait une irritation. Le processus est d'autant plus rapide que l'animal est plus vigoureux.

Écrasement d'un nerf avec une pince pour étudier les phénomènes qui se produisent aux extrémités des segments. — Résultats : Hémorrhagie et épanchement de myéline à l'intérieur de la gaîne lamelleuse. — Les globules rouges et les gouttes de myéline sont absorbés par les cellules lymphatiques.

ÉTUDE DES BOURGEONS TERMINAUX DES SEGMENTS. — Leur forme et leur aspect. — Précautions à prendre pour les dissocier.

Bourgeon central : Conservation, hypertrophie et striation du cylindre-axe. — Cette striation démontre que le cylindre-axe est constitué par des fibrilles.

MESSIEURS,

A la fin de la précédente leçon, nous plaçant au point de vue de la pathologie générale, nous nous sommes demandé quelle est la nature de la dégénération des nerfs. Reprenons aujourd'hui cette question, et cherchons à déterminer si ce processus, que l'on nomme couramment processus dégénératif, est en réalité, comme ce nom semble

l'indiquer, un processus passif, ou bien s'il est au contraire de nature active.

En théorie, la distinction des processus actifs et des processus passifs se fait avec la plus grande précision, mais, lorsqu'on aborde le domaine des faits, elle est loin d'être aussi simple. Il me serait facile de vous le montrer en citant quelques exemples tirés, soit de la pathologie clinique, soit de la pathologie expérimentale.

Pour bien vous faire saisir la différence entre un processus actif et un processus passif, je vais choisir un tissu parfaitement connu, le tissu osseux, et décrire sommairement deux des altérations pathologiques de ce tissu, qui peuvent être regardées comme des types de ces deux sortes de processus : l'ostéite et la nécrose.

Nous avons à considérer dans les os le tissu osseux et le tissu médullaire. Le tissu osseux est formé par des cellules qui constituent essentiellement les corpuscules osseux, et par une substance qui donne aux os leur solidité, la substance osseuse. Le tissu médullaire a une structure assez compliquée, qu'il n'est pas nécessaire de décrire ici ; il suffit que je vous dise qu'il renferme des cellules de formes diverses, parmi lesquelles se remarquent des cellules adipeuses en nombre plus ou moins considérable.

Cela posé, quels sont les phénomènes qui se produisent quand une cause d'irritation quelconque, intérieure ou extérieure, vient déterminer une inflammation de l'os? Ces phénomènes consistent dans une suractivité nutritive et formative de tous les éléments cellulaires de l'os et de la moelle. Parmi ces éléments, considérons spécialement les cellules adipeuses. Elles sont formées, comme vous le savez, d'une membrane, d'un noyau entouré de protoplasma et d'une masse graisseuse. Nous avons insisté à une autre occasion (voy. t. I, p. 115-121) sur l'analogie que présentent

ces cellules avec les segments interannulaires des tubes nerveux; l'exemple sera donc bien choisi pour la comparaison que nous voulons faire. En examinant les cellules adipeuses de la moelle des os, lorsqu'elles sont atteintes par l'inflammation, nous y reconnaîtrons l'hypertrophie du noyau, l'abondance plus considérable du protoplasma et la destruction progressive de la graisse. A un stade plus avancé, nous verrons se produire la multiplication des noyaux, et finalement, à la place d'une seule cellule, il y aura deux, trois, quatre cellules nouvelles. C'est là un des modes de formation des éléments cellulaires embryonnaires si abondants que l'on rencontre dans les os enflammés.

Mais que devient la substance osseuse pendant cette multiplication? Cette substance, qui fait la force et la résistance des os, que le couteau peut à peine entamer, que le feu respecte en partie, que les acides les plus énergiques ne dissolvent pas complétement, est rongée et disparaît par places. Les cellules embryonnaires, ces éléments si mous et si délicats, suffisent pour la détruire. Sur les bords des espaces médullaires, aussi bien dans les canaux de Havers du tissu compacte que dans les lacunes du tissu spongieux, on voit se creuser des cavités nouvelles. Les cellules jeunes qui les remplissent sont les agents actifs de leur formation, et elles les agrandissent progressivement aux dépens de la substance osseuse. En résumé, et je passe à dessein sur tous les détails pour ne pas allonger cet exposé, vous voyez qu'il se manifeste ici d'abord une suractivité des éléments cellulaires, et que la destruction du tissu osseux est un phénomène consécutif déterminé par l'action des cellules nouvelles.

Donc, dans l'ostéite la plus franche et la plus simple, il se passe des phénomènes actifs dans les cellules, passifs

ou régressifs dans la substance osseuse. Cependant il ne viendra à l'idée d'aucun pathologiste de dire que l'ostéite est caractérisée essentiellement par une régression ou par une dégénération.

Voyons maintenant quel est le processus de la nécrose, cette mort partielle, la plus anciennement connue.

Lorsque, sous l'influence d'une des nombreuses causes que je n'ai pas à énumérer ici, une portion d'un os a été frappée de mort, cette portion agit comme un corps étranger et constitue une épine inflammatoire. Tout autour d'elle se produisent des phénomènes d'ostéite, et l'inflammation, se traduisant alors par tous ses phénomènes cliniques, se termine presque toujours par une suppuration plus ou moins intense et plus ou moins prolongée. Sans entrer dans la description de ces phénomènes, je me contente de vous faire remarquer que nous avons ici un phénomène primitif de mort, qui donne lieu consécutivement à une suractivité formatrice assez intense pour amener la production de pus, la formation d'abcès, etc.

Dans l'une et dans l'autre des deux affections que je viens de décrire brièvement, nous observons donc des phénomènes analogues ; d'une part, suractivité des cellules ; de l'autre, destruction et mort du tissu : mais, dans l'ostéite, la suractivité et la prolifération des cellules sont primitives, et la destruction du tissu n'en est que la conséquence ; le phénomène essentiel est donc un processus actif ; dans la nécrose, au contraire, la prolifération des cellules est consécutive à la mort d'une portion d'os, et le phénomène essentiel est un processus passif.

La distinction entre les deux espèces de processus étant bien établie par cet exemple, revenons à la question qui nous occupe et demandons-nous si les phénomènes primordiaux que nous avons observés dans les tubes nerveux des

nerfs sectionnés sont actifs ou passifs, s'ils sont comparables à l'ostéite ou à la nécrose.

Le gonflement du noyau interannulaire, sa multiplication par division, la section du cylindre-axe en certains points par le protoplasma cellulaire sont des faits si analogues à ce qui se manifeste dans l'ostéite que, dès l'abord, nous sommes portés à considérer la dégénération comme un processus actif. Cependant, dans une question aussi importante, ces premières ressemblances ne sauraient nous suffire pour établir notre jugement, et il est nécessaire auparavant que nous discutions tous les points de vue auxquels on peut se placer. Il serait possible, en effet, que, la mort atteignant d'abord le cylindre-axe et la myéline, ces éléments eussent agi ensuite comme une épine, à la manière d'une portion d'os nécrosée, pour déterminer l'accroissement du protoplasma et la multiplication des noyaux.

Plusieurs faits nous démontrent qu'il n'en est pas ainsi. Le premier que je vous signalerai est la coïncidence entre la perte des fonctions et l'altération histologique du segment périphérique. Il est aisé de constater cette coïncidence de la façon suivante : après avoir pratiqué la section d'un nerf, on examine de temps à autre son segment périphérique au point de vue de la conservation des propriétés. Au moment où il ne manifeste plus de pouvoir excito-moteur, on l'enlève et on le plonge dans l'acide osmique. En examinant ensuite les tubes nerveux après les avoir dissociés, on reconnaît que les cylindres-axes sont coupés par le protoplasma. En répétant cette expérience sur divers animaux, chez lesquels l'excitabilité se perd après des périodes de temps variées, nous avons pu nous assurer que la cessation des fonctions du nerf coïncide toujours avec le moment précis où les cylindres-axes sont coupés. Nous sommes en droit de conclure de ces observations que l'élé-

ment essentiel du tube nerveux, le cylindre-axe, est resté vivant jusqu'au moment où sa continuité a été interrompue; par conséquent il n'a pas pu agir comme un corps étranger pour déterminer la suractivité cellulaire; c'est au contraire cette suractivité qui a précédé et causé sa destruction.

Un second fait qui confirme notre manière de voir, c'est que, comme nous vous l'avons montré, la perte des propriétés est la plus rapide, lorsque la vie est la plus active; elle se produit plus tôt chez l'animal jeune que chez l'adulte; chez les animaux affaiblis ou mal nourris, elle survient au contraire plus tardivement.

D'après l'ensemble de ces observations, nous pouvons affirmer que l'hypertrophie du protoplasma et du noyau et la multiplication de ce dernier sont les phénomènes primitifs, dont les autres ne sont que la conséquence, et que la dégénération des nerfs est essentiellement un processus actif, comme l'ostéite.

Dans l'étude que nous avons faite des altérations du segment périphérique d'un nerf sectionné, il est une partie que j'ai négligée à dessein. Vous avez remarqué qu'après avoir étudié les phénomènes inflammatoires qui se passent dans les premières heures au voisinage même de la plaie (voy. t. I, p. 291 et suivantes), j'ai excepté expressément cette portion du nerf dans la description que j'ai donnée des altérations subséquentes : j'ai dû agir ainsi pour simplifier et rendre plus claire la description de ce processus si compliqué. D'autre part, comme les modifications qui se produisent aux extrémités du segment périphérique et du segment central se rattachent intimement à la régénération, leur description sera mieux placée ici, où elle me servira de transition entre les faits que je vous ai exposés jusqu'à

présent, et les phénomènes de régénération, dont je vous entretiendrai dans la prochaine leçon.

Je vous ai parlé (voy. t. I, p. 511) de l'hémorrhagie produite par la division du nerf, de l'hémostase subséquente et de la légère inflammation qui survient ensuite et qui amène une diapédèse des globules blancs. Nous avons noté aussi l'issue d'une certaine quantité de myéline au moment même où l'on pratique la section du cordon nerveux. Un peu plus tard, la myéline des tubes ouverts, se gonflant aux dépens du plasma voisin qu'elle absorbe, distend la gaîne de Schwann et s'en échappe pour s'épancher entre les tubes nerveux. Tels sont les faits que l'on observe le premier et le second jour.

Continuons maintenant cette étude et poursuivons l'analyse des phénomènes qui se produisent au niveau des extrémités sectionnées à partir du second jour jusqu'à la fin du processus dégénératif.

Pour mieux nous rendre compte de ces phénomènes, aussi bien de ceux que nous avons déjà décrits que de ceux dont nous allons nous occuper maintenant, nous avons fait l'expérience suivante : Chez un rat, nous avons dénudé le nerf sciatique et nous l'avons écrasé en un point entre les mors d'une pince, sur une longueur de deux millimètres environ. Notre but était de produire dans ce nerf des phénomènes semblables à ceux que la section y détermine, tout en ménageant la gaîne lamelleuse de son gros faisceaux nerveux. Cette gaîne devait former ainsi entre les deux segments une boîte cylindrique, dans laquelle les éléments ou portions d'éléments altérés resteraient contenus, de manière à nous permettre d'en faire une observation complète.

La plaie ayant été recousue soigneusement, nous avons abandonné l'animal à lui-même. Trois jours après, ayant dénudé de nouveau le nerf, nous avons facilement reconnu

la partie écrasée; nous avons constaté qu'au-dessous de ce point le nerf avait absolument perdu ses propriétés, tandis qu'au-dessus sa sensibilité était conservée. L'écrasement avait donc produit le même effet que la section.

Nous avons alors enlevé un fragment du nerf contenant à son milieu la partie écrasée, et, après l'avoir fixé par l'acide osmique, nous avons pu en faire des préparations très-instructives, en le dissociant incomplétement sur la lame de verre et en le colorant ensuite par le picrocarminate.

L'examen de ces préparations montre que, dans la portion écrasée par la pince, quelques-unes seulement des gaînes de Schwann ont résisté à la pression. La myéline y est divisée en petits fragments ou disposée en boules. Les cylindres-axes y sont très-probablement détruits; du moins il n'est pas possible de les apercevoir. Au-dessus et au-dessous de la partie comprimée, qui est faiblement teintée par l'acide osmique, les tubes nerveux présentent un léger renflement et possèdent une coloration noirâtre beaucoup plus accusée, et plus foncée même que celle d'un tube nerveux normal. Il s'est produit là un refoulement de la myéline dans les parties voisines, analogue à celui que nous avons déterminé dans l'expérience où nous avons comprimé un nerf sciatique de grenouille à l'aide d'une serre-fine (voy. t. I, p. 61). La ressemblance des deux parties du nerf ne s'étend pas plus loin. En effet, tandis qu'au-dessus de la portion écrasée les tubes nerveux paraissent normaux, dans la portion inférieure, au contraire, nous observons la segmentation caractéristique de l'altération dite dégénérative.

Examinons maintenant en détail la portion écrasée. Non-seulement la plupart des tubes nerveux sont hachés et détruits, de telle sorte que la myéline s'en est échappée et s'est répandue partout, mais les vaisseaux aussi ont été divisés.

Il s'est même produit une hémorrhagie au moins aussi abondante qu'après la section du nerf.

Au moment où nous pratiquons l'examen, c'est-à-dire trois jours après l'opération, il existe une inflammation légère, par suite de laquelle de nombreuses cellules lymphatiques se sont répandues dans la boîte formée par la gaîne lamelleuse et se sont trouvées en présence des gouttes de myéline et des globules rouges du sang. Comment se sont-elles comportées vis-à-vis de ces derniers éléments? Elles les ont absorbés les uns et les autres, de la même manière que les cellules lymphatiques de la cavité péritonéale ont absorbé la myéline et le vermillon que nous y avions injectés (voy. t. I, p. 505).

En examinant la préparation que je mets sous vos yeux, vous reconnaîtrez facilement les cellules dont je vous parle. Elles se montrent sous la forme de masses arrondies ou ovalaires, beaucoup plus grandes que les cellules lymphatiques normales, et sont chargées de granulations graisseuses d'un jaune-brun (Pl. IV du tome I, fig. 6). Quelques-unes contiennent des globules rouges du sang en assez grand nombre, jusqu'à dix ou quinze; d'autres sont remplies de grosses gouttes de myéline; certaines renferment à la fois de la myéline et des globules sanguins. De plus, toutes, sans exception, présentent un piqueté brunâtre dû à la multitude des granulations graisseuses colorées par l'osmium qui sont logées dans leur intérieur. La dimension de ces cellules est si considérable que nous aurions peine à les reconnaître pour des cellules lymphatiques, si l'expérience que nous avons faite en injectant de la myéline dans la cavité péritonéale ne nous avait pas appris combien ces éléments sont susceptibles d'augmenter de volume.

Que deviennent ces cellules lymphatiques? Chargées de leur bagage, en train de digérer la myéline qu'elles ont ab-

sorbée, elles vont trouver les ganglions lymphatiques, dans lesquels elles s'arrêtent. Ces ganglions sont en effet gonflés, comme nous avons pu le constater; peut-être reconnaîtrait-on encore la myéline dans leur intérieur, mais c'est une observation que nous n'avons pas faite, parce qu'elle nous aurait entraînés au delà des limites de nos recherches.

L'écrasement d'un nerf produit donc les mêmes effets que sa section. Cependant, pour les études que nous allons poursuivre maintenant, et qui doivent porter sur les extrémités des deux segments, ce n'est pas un procédé à recommander. En effet, quand on examine un nerf écrasé, on ne peut reconnaître au juste la limite de la portion sur laquelle a porté directement l'action de la pince et de celle où se sont produites des lésions secondaires. Il est donc préférable de recourir à la section, et mieux encore à la résection du nerf. En effet, si l'on retranche, au moyen de deux sections très-franches, une petite longueur du cordon nerveux, les extrémités du segment inférieur et du segment supérieur, écartées l'une de l'autre, seront plus faciles à enlever et à dissocier.

Réséquons un petit fragment du nerf sciatique d'un rat albinos jeune adulte; attendons trois jours et sacrifions l'animal au commencement du quatrième. Dégageons les deux segments du nerf au moyen de petits crochets mousses, en ayant soin de ne toucher à leur extrémité ni avec le scalpel, ni avec les ciseaux ou la pince, et enlevons de chacun d'eux une portion d'un demi-centimètre environ de longueur, en prenant les plus grandes précautions pour ne pas l'altérer.

Nous remarquerons tout d'abord, au niveau de la section, aussi bien dans le bout central que dans le bout périphérique, un léger renflement de couleur rosée. Cette couleur

est due en partie aux globules rouges répandus entre les extrémités des tubes nerveux, en partie à la congestion ou au gonflement des vaisseaux. Quant aux renflements de ces extrémités que nous nommerons désormais bourgeons terminaux, ils sont dus au gonflement de la myéline dans les tubes nerveux, et à la présence d'une grande quantité de cellules lymphatiques, qui se sont chargées de gouttes de myéline et de globules rouges du sang.

Après avoir reconnu l'existence de ces renflements terminaux, plongeons les deux segments dans une solution d'acide osmique au centième. Comme ils ne sont ni longs ni épais, il suffira d'un séjour de une à trois heures dans ce réactif pour en fixer les éléments; il est essentiel de ne pas les y laisser plus longtemps, puisque nous nous proposons de colorer ensuite par le carmin les noyaux et les cylindres-axes. Tous les détails que je vous donne ici ont une grande importance, parce que, si l'on n'y accorde pas l'attention nécessaire, on ne réussira pas à observer les faits dont je vais vous entretenir ; c'est pour cette raison que j'y insiste et que je mets autant de soin à vous les indiquer.

Comme les éléments nerveux dans le bourgeon sont extrêmement délicats et extrêmement fragiles, même après l'action de l'acide osmique, il n'est pas possible d'y appliquer directement la pince ou les aiguilles sans les altérer profondément. Voici comment il faut procéder : si le segment nerveux a plusieurs faisceaux, on commence par les séparer les uns des autres dans l'eau en agissant avec deux pinces sur l'extrémité du segment opposée au bourgeon. Choisissant maintenant un de ces faisceaux, le plus gros par exemple, nous le trouvons entouré de tissu conjonctif et enveloppé de sa gaîne lamelleuse, dont il faut d'abord le débarrasser. A cet effet, nous le divisons sur une petite longueur au niveau de la section fraîche, soit avec des ciseaux, soit avec

les aiguilles ; puis, continuant toujours à opérer sous l'eau, nous saisissons avec deux pinces les deux portions de cette extrémité divisée, et, les écartant l'une de l'autre, nous arrivons, en déchirant la gaîne lamelleuse, à séparer le segment nerveux en deux parties. Lorsque cette gaîne est enlevée, rien n'est plus facile que d'isoler les fibres les unes des autres dans toute la région qui ne correspond pas au bourgeon terminal ; mais il n'en est pas de même dans ce dernier, car l'exsudat hémorrhagique et l'exsudat inflammatoire y ont englobé les tubes nerveux dans une sorte de mastic résistant et élastique tout à la fois. Aussi la dissociation à ce niveau est-elle longue et très-délicate ; elle exige beaucoup d'adresse et une longue habitude pour donner un résultat convenable, puisque, je vous le répète, il ne faut jamais toucher avec les instruments les éléments qui nous intéressent et que nous voulons observer dans le bourgeon. Quand la préparation est faite, on commence par l'examiner dans l'eau ; puis on la colore par le picrocarminate, auquel on substitue ensuite très-lentement la glycérine. C'est immédiatement après la dissociation, et quand la préparation est encore dans l'eau, qu'elle est la plus convenable pour l'observation de certains détails dont je vais vous entretenir tout d'abord.

Afin de rendre plus clair dans son ensemble l'exposé des faits que je dois vous décrire, j'intervertirai l'ordre que nous avons suivi jusqu'ici, et, au lieu de vous parler d'abord du bourgeon périphérique, je commencerai par décrire ce que l'on observe dans le bourgeon central.

Avant tout, je dois attirer votre attention sur un phénomène capital vis-à-vis duquel tous les autres rentrent au second plan. Lorsque vous examinerez le bourgeon central du nerf sciatique d'un rat, enlevé trois jours après la section, fixé par l'acide osmique et dissocié avec les précautions que

je viens de vous indiquer, vous serez tout d'abord frappés de voir que, dans un grand nombre de tubes nerveux, le cylindre-axe hypertrophié remplit à lui seul, sur une portion plus ou moins considérable de leur longueur, tout le calibre de la gaîne de Schwann. Vous remarquerez en outre que, dans ces cylindres-axes, la striation longitudinale est beaucoup plus distincte qu'elle ne l'est à l'état normal.

J'ai disposé devant vous deux préparations sur lesquelles vous pourrez vous convaincre de la conservation, de l'hypertrophie et de la striation du cylindre-axe dans les tubes nerveux du bourgeon central. Ce fait est d'une importance considérable et je dois m'y arrêter un peu plus longuement. Je commencerai par vous donner à ce sujet l'opinion de quelques auteurs. Hjelt[1], dans le mémoire que j'ai déjà eu l'occasion de vous citer, admet la dégénération du bout central. Depuis quelques années, Neumann, qui s'est beaucoup occupé des modifications des nerfs sectionnés, a repris cette opinion, et récemment encore il a fait faire à Eichhorst[2], un de ses élèves, un travail dans lequel ses idées sur cette question se trouvent à peu près reproduites. Comme ce mémoire est, à l'exception de celui d'Engelmann, le plus récent qui ait paru sur la dégénération des nerfs, je dois vous en parler ici.

D'après Eichhorst, les tubes nerveux se comportent de la même façon dans le bourgeon central et dans le bourgeon périphérique. Or, dans le bourgeon périphérique, comme nous allons le voir bientôt, le cylindre-axe ne se conserve pas, il est absolument détruit. Je ne comprends donc pas comment Eichhorst a pu dire que la dégénération

[1] Hjelt. *Ueber die Regeneration der Nerven*. Arch. de Virchow, t. XIX, p. 352.

[2] Eichhorst. *Ueber Nervendegeneration und Nervenregeneration*, Arch. de Virchow, 1873, t. LIX, p. 1.

était la même dans les deux bouts d'un nerf sectionné. Cependant, il faut considérer que cet auteur n'a pas reconnu les étranglements annulaires ni les segments interannulaires, et qu'il en nie tout simplement l'existence. S'il n'a pu réussir à faire une observation aussi simple et aussi élémentaire, nous ne devons pas nous étonner qu'il se soit trompé dans l'appréciation de faits aussi délicats à analyser que ceux qui se passent dans les bourgeons nerveux.

Passons donc, et n'encombrons pas cette question déjà assez ardue d'un historique vraiment puéril. Je n'aurais même pas parlé d'Eichhorst, si Engelmann, dans son dernier travail sur ce sujet, n'était pas venu dire qu'il trouve l'opinion de cet auteur parfaitement fondée et qu'il s'y rattache complétement.

Je reprends l'étude des tubes nerveux dans le bourgeon central, pour vous donner quelques détails sur l'hypertrophie et la striation du cylindre-axe. Dans quelques-uns de ces tubes, comme je vous l'ai dit, cet élément a augmenté de volume, de manière à remplir à peu près complétement le calibre de la gaîne de Schwann. L'espace étroit qui sépare le contour de cette dernière de celui du cylindre-axe disparaît même dans certains points, où les deux contours sont dès lors confondus en un seul.

Sur d'autres points, on observe, entre la gaîne de Schwann et le cylindre-axe, des groupes de granulations graisseuses ou des amas de boules de myéline plus ou moins considérables; on y distingue, en outre, lorsque la préparation est colorée, des noyaux allongés et aplatis, sur lesquels je reviendrai plus loin.

J'ai placé sous un de ces microscopes une préparation où vous reconnaîtrez, sur un même tube nerveux, les prin-

cipales modifications que ces éléments subissent dans le bourgeon central (Pl. I, fig. 7).

Dans la portion de ce tube la plus voisine de la section, le cylindre-axe remplit seul la gaîne de Schwann; un peu plus loin, vous le verrez accompagné de granulations graisseuses; plus loin encore, il se montre au milieu de sa gaîne médullaire intacte; puis, cette gaîne s'interrompt brusquement sur une certaine longueur pour laisser le cylindre-axe entouré seulement d'une couche de protoplasma, et elle reprend ensuite de manière à donner au tube son aspect normal.

L'examen de ce même tube nerveux vous permettra de reconnaître un autre fait très-important, que je signale à votre attention. En quelques points, par suite de la dissociation, il a subi des inflexions, auxquelles participe le cylindre-axe. Si vous examinez attentivement les stries longitudinales de cet élément, vous verrez qu'elles forment, au niveau de ces inflexions, des images analogues à celles que donnerait un faisceau de fibrilles qui serait infléchi.

Cette observation m'a amené à admettre, au sujet du cylindre-axe, l'opinion de Waldeyer et de Max Schultze, à savoir que cet élément est constitué par un faisceau de fibrilles nerveuses. A l'état normal, ces fibrilles sont si exactement agencées qu'il est impossible de les distinguer; ici, au contraire, elles sont nettement visibles, parce qu'elles sont légèrement écartées les unes des autres. Peut-être s'est-il introduit du plasma entre les fibrilles du cylindre-axe, peut-être aussi y existe-t-il à l'état normal une substance interfibrillaire qui maintenant serait gonflée? Quelle que soit la cause du phénomène que nous venons de constater, il n'en établit pas moins nettement la constitution fibrillaire du cylindre-axe.

En terminant, permettez-moi de vous faire remarquer que l'observation d'une disposition pathologique vient nous aider à déterminer la structure normale d'un élément. Ainsi se trouve confirmé une fois encore qu'entre l'anatomie générale normale et l'anatomie pathologique générale, il n'y a pas de différence essentielle, et que ces deux sciences se complètent et se confondent.

VINGT-TROISIÈME LEÇON

(1er MARS 1877)

Dégénération et régénération des nerfs sectionnés.

ÉTUDE DES BOURGEONS TERMINAUX DES DEUX SEGMENTS. — *Bourgeon central.* (Suite.) — Les cellules lymphatiques pénètrent dans l'intérieur des gaînes de Schwann, et y digèrent la myéline; elles se présentent comme des masses ovoïdes contenant de petites gouttes de myéline ou des granulations graisseuses. — Les globules rouges du sang pénètrent également dans les tubes nerveux. — Hypothèse sur le mécanisme de leur pénétration.

Irrégularité du processus dégénératif dans le bourgeon central. — Sa nature : ce n'est pas une nécrobiose, comme le croit Engelmann. — Sa limite : il ne s'arrête pas nécessairement au premier étranglement annulaire.

Bourgeon périphérique. — Modifications analogues à celles du bourgeon central, sauf que le cylindre-axe n'est pas conservé.

RÉGÉNÉRATION DES NERFS SECTIONNÉS.

Historique : Travaux de Waller, de Schiff, de Philippeaux et Vulpian, de Neumann et de Remak.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE : Raisons pour lesquelles le pneumogastrique convient mieux pour ces recherches que le sciatique. — Distinction des faits simples et des faits bizarres.

FAITS SIMPLES OBSERVÉS DANS LA RÉGÉNÉRATION. — *Segment périphérique.* — Fibres correspondant à des gaînes de Schwann vides. — Fibres contenant des boules de myéline. — Fibres contenant un ou plusieurs tubes nerveux de nouvelle formation.

Étranglements et noyaux des tubes nouvellement formés. — Longueur de leurs segments.

Nouveaux tubes non contenus dans une ancienne gaîne. — Ils sont souvent accompagnés d'une fibre de Remak ou d'un tube nerveux très-petit. — Masses de myéline isolées, constituées par des fragments des anciens tubes.

MESSIEURS,

Nous nous sommes occupés, en dernier lieu, des phénomènes qui se produisent dans les bourgeons terminaux d'un nerf sectionné, au voisinage immédiat de la plaie.

A propos du bourgeon central, je vous ai signalé un fait capital, la conservation du cylindre-axe. J'ai insisté sur ce point, et j'ai attiré votre attention non-seulement sur l'hypertrophie de cet élément, mais aussi sur sa striation bien nette. Vous avez remarqué que les stries qu'il présente se déplacent les unes par rapport aux autres, ce qui permet de reconnaître qu'elles correspondent en réalité à des fibrilles. Je vous ai dit que la netteté avec laquelle se distinguent, dans ce cas, les fibrilles cylindraxiles tient probablement à l'interposition d'une substance liquide ou semi-liquide.

Je passe maintenant aux phénomènes de second ordre. Il en est un que je vous indiquerai tout d'abord, et qui se manifeste entre le troisième et le douzième jour après la section, c'est l'apparition, entre le cylindre-axe et la gaîne de Schwann, de gouttes de myéline isolées ou en petits groupes.

Un autre fait, que vous observerez souvent à la même période et que vous avez pu remarquer sur la préparation que j'ai soumise à votre observation dans la leçon précédente (Pl. I, fig. 7), c'est la conservation complète de la gaîne de myéline dans certains points des tubes nerveux, tandis que, au-dessus et au-dessous de ces points, elle a disparu en subissant la régression granuleuse. Cette transformation de la myéline est absolument différente, comme il est facile de s'en convaincre, de la segmentation qui se produit dans le segment périphérique.

Le plus souvent, dans les tubes nerveux du bourgeon central, au lieu de rencontrer de la myéline à ces divers états de désagrégation, on remarque des groupes de petites granulations graisseuses, que l'acide osmique a colorées en jaune-brun. Chacun de ces groupes contient un noyau que l'on rend évident par la coloration au carmin. Un même

tube nerveux renferme fréquemment un grand nombre de groupes de ce genre. Après le troisième, le quatrième, le cinquième jour, il n'est pas rare d'observer de ces groupes qui, outre les petites granulations graisseuses, contiennent aussi des gouttes de myéline.

En étudiant ces faits avec attention et en étageant mes préparations, de manière à en avoir à diverses phases du processus, je suis arrivé à me convaincre que ces groupes de granulations correspondent à des cellules lymphatiques. Ces cellules, qui se trouvent en abondance à l'extrémité du nerf sectionné, et qui se chargent d'une grande quantité de granulations graisseuses et aussi de gouttelettes de myéline (voy. t. I, p. 510), s'insinuent entre la gaîne de Schwann et le cylindre-axe, et pénètrent dans le tube nerveux jusqu'à un niveau plus ou moins élevé.

Il y a quelques années, un fait de ce genre aurait paru tout à fait invraisemblable ; mais aujourd'hui que l'on connaît les nombreuses migrations des cellules lymphatiques, cette pénétration n'a plus rien de surprenant. Vous pourrez observer dans un instant, sur une de ces préparations (voy. Pl. I, fig. 5), un tube nerveux dans lequel la myéline est refoulée sur un des côtés ; entre elle et la gaîne de Schwann sont logées à la file un certain nombre de ces cellules. A mesure que l'on examine un point du tube plus voisin de la section, on remarque que les cellules lymphatiques occupent une portion plus notable de son calibre, et, tout à fait près de son extrémité, elles le remplissent. Ces cellules sont du reste absolument semblables à celles qui sont libres entre les tubes nerveux, dans d'autres points de la préparation.

Cette observation nous conduit à une explication complète du phénomène. Les cellules lymphatiques se glissent d'abord dans les tubes nerveux et s'y étagent, puis elles

digèrent peu à peu la myéline qui se trouve à leur portée; c'est pour cela que dans un stade ultérieur le calibre d'un certain nombre de tubes est complétement rempli de groupes de granulations graisseuses fines au centre desquels il existe des noyaux.

Mais les cellules lymphatiques ne sont pas les seuls éléments qui pénètrent dans l'intérieur des tubes nerveux; on y remarque aussi des globules rouges du sang. Ce fait, que j'ai observé sur le bourgeon supérieur d'un nerf sciatique du rat trois jours après la section, m'a beaucoup surpris. Au premier abord, j'ai cru à une illusion causée par la superposition des objets. Vous savez que des erreurs de ce genre se commettent souvent lorsque l'on n'a pas à sa disposition de bons objectifs; mais, en faisant l'examen dans de bonnes conditions, je me suis convaincu que les globules rouges sont bien à l'intérieur de la gaîne de Schwann.

Comment s'expliquer l'entrée de ces globules dans les tubes nerveux? Les globules rouges, vous le savez, ne possèdent pas de mouvements amiboïdes; ils n'ont donc pas pu s'introduire dans les gaînes de Schwann par leur activité propre. J'ai pensé d'abord, et c'était l'hypothèse la plus probable, qu'ils avaient été englobés par des cellules lymphatiques et transportés par elles dans l'intérieur des gaînes de Schwann; mais j'ai dû renoncer, en partie du moins, à cette explication quand j'ai vu, dans certains tubes, les globules rouges disposés en série et pressés les uns contre les autres, absolument comme ils le sont dans les capillaires sanguins. Voici, selon moi, quel est le mécanisme de ce phénomène : vous avez vu qu'à l'extrémité ouverte des tubes nerveux la myéline se gonfle en absorbant le plasma; par suite de ce gonflement, elle écarte la gaîne de Schwann du cylindre-axe, et, lorsqu'elle s'échappe du tube, elle en

laisse l'ouverture largement béante. Les globules rouges, sortis des vaisseaux au moment de la section du nerf, se trouvent en grande abondance à la surface de la plaie ; ils s'engagent d'abord dans l'extrémité élargie des gaînes de Schwann. Plus tard, ils sont portés plus ou moins haut dans l'intérieur du tube nerveux, et ils finissent par y occuper une grande partie de l'espace que la myéline a laissé libre en s'échappant.

Après avoir signalé les diverses modifications qui se produisent dans les tubes nerveux du bourgeon central, je dois insister d'une manière toute spéciale sur leur irrégularité. Si vous examinez avec soin plusieurs des tubes compris dans ce bourgeon, vous serez frappés des différences qu'ils présentent. Les uns sont à peine altérés ; d'autres possèdent un cylindre-axe hypertrophié ; quelques-uns montrent une segmentation analogue à celle des tubes du segment périphérique ; certains contiennent des globules rouges, d'autres enfin sont remplis par des cellules lymphatiques.

Je vous ferai remarquer encore, à propos des cellules lymphatiques qui se sont introduites dans les tubes nerveux, qu'elles s'attaquent d'abord aux boules de myéline isolées, puis à la gaîne médullaire, enfin au cylindre-axe lui-même. Ce dernier disparaît alors au voisinage de l'extrémité sectionnée, mais un peu au-dessus on le retrouve constamment.

Revenons maintenant sur un problème dont nous avons réservé la discussion. Où s'arrête le processus dont nous venons d'étudier les détails ? En d'autres termes, jusqu'à quel niveau remonte la transformation granuleuse de la myéline ? Va-t-elle jusqu'au premier étran-

glement annulaire? S'y arrête-t-elle ou continue-t-elle au delà?

Avant d'entrer dans l'examen de cette question, nous devons nous en poser une autre. Les altérations qui se manifestent dans le bourgeon central sont-elles des modifications régressives, ou sont-elles d'une autre nature? Les observations que nous avons faites nous permettent de dire d'emblée qu'il n'y a pas de régression pour le cylindre-axe, puisque cet élément est au contraire conservé et hypertrophié; tout au plus pourrait-on considérer comme une régression la désagrégation de la myéline.

Souvent cette désagrégation de la myéline s'arrête au premier étranglement annulaire, mais la barrière que celui-ci oppose à sa propagation n'est pas infranchissable, et quelquefois le processus s'étend au delà. Du reste, il s'arrête fréquemment aussi en deçà de l'étranglement, de sorte qu'au-dessous de celui-ci une certaine longueur du tube nerveux est conservée dans son état normal.

Ce dernier fait est intéressant à noter, précisément au point de vue de la nature des altérations dont nous nous occupons. Dans ces derniers temps, Engelmann[1], s'appuyant sur l'opinion de Neumann, a soutenu que, dans le bourgeon central, les altérations sont les mêmes que dans le bourgeon périphérique, et qu'elles doivent être considérées comme des phénomènes de mort. Le même auteur a soutenu que, dans le segment central, la mort atteint tout le segment interannulaire qui a été incisé, et qu'elle s'arrête au premier étranglement annulaire. Pour saisir cette conception d'Engelmann, il est nécessaire de connaître sa manière de voir sur le cylindre-axe. Vous vous souvenez (voy. t. I, p. 128)

[1] Engelmann. *Ueber Degeneration von Nervenfasern*, Arch. f. die gesammte Physiol., 1876, tome XIII, p. 480.

qu'il le considère comme constitué par des portions distinctes correspondant aux segments interannulaires, et soudées les unes aux autres au niveau des étranglements. Chacune de ces portions ferait donc partie intégrante de la cellule dans laquelle elle est logée. Il était naturel dès lors que la dégénération, entamant une de ces cellules, la comprît tout entière et s'étendît aussi bien au cylindre-axe qu'à la gaîne médullaire. Sans revenir sur la question de la continuité ou de la discontinuité du cylindre-axe, que nous avons discutée ailleurs (voy. t. I, p. 128), il nous suffira, pour réfuter l'erreur d'Engelmann, de constater que, dans le premier segment au-dessus de la section, le cylindre-axe est non-seulement conservé, mais hypertrophié.

L'interprétation d'Engelmann devient encore moins soutenable en présence d'un second fait, à savoir que les altérations ne s'arrêtent pas au premier étranglement annulaire. Au-dessus de cet étranglement, en effet, il se produit encore des modifications importantes. Elles consistent en ce que le segment interannulaire situé au-dessus de cet étranglement, au lieu de contenir un seul noyau, en possède plusieurs qui sont noyés dans une masse protoplasmique commune, disposée entre la myéline et la gaîne de Schwann (Pl. I, fig. 6).

Si nous examinons maintenant, en suivant exactement les mêmes méthodes, les tubes nerveux du bourgeon périphérique, nous y observerons des modifications semblables à celles des tubes du bourgeon central, avec cette différence que les cylindres-axes y ont disparu. Vers le douzième jour, la myéline, devenue granuleuse, s'est échappée sur une assez grande longueur des gaînes de Schwann ouvertes, de

telle sorte que les tubes nerveux dégénérés ne contiennent plus que quelques rares boules de myéline, et sont presque uniquement constitués par des gaînes vides revenues sur elles-mêmes.

Tel est l'état dans lequel se trouvent les différentes parties du nerf au moment où la régénération commence.

RÉGÉNÉRATION DES NERFS SECTIONNÉS

La régénération des nerfs est un processus compliqué, d'une observation très-délicate. Aussi les différents auteurs qui s'en sont occupés ont-ils eu recours à des hypothèses pour interpréter les faits, qu'ils n'observaient du reste qu'imparfaitement. Bien plus, leur hypothèse elle-même leur a souvent tenu lieu d'observation; je veux dire qu'ils ont cru reconnaître dans leurs préparations ce qui devait s'y trouver d'après leur théorie.

Dans l'exposé que je vais entreprendre de cette question, je ferai soigneusement la part des faits et celle des hypothèses. Certains faits pourront m'échapper; mais, quant à ceux dont je vous parlerai, vous les verrez vous-mêmes et vous pourrez juger de la fidélité de ma description. Dans le domaine de l'expérience, en effet, on ne doit fonder son opinion sur l'autorité de personne; il ne faut admettre comme des faits démontrés que ceux dont il est possible à chacun de constater l'exactitude.

Reprenons d'abord en quelques mots l'historique de la question. Les auteurs qui ont traité de la régénération des nerfs ont subordonné leur manière de voir sur ce sujet à l'opinion qu'ils s'étaient faite de la dégénération, ce qui montre bien, comme je viens de le dire, que c'est la

théorie qui les conduisait, même dans l'observation des phénomènes.

Waller pensait (voy. t. I, p. 275) qu'à la suite de la section tous les éléments du nerf, le cylindre-axe et la membrane de Schwann aussi bien que la myéline, subissent la dégénération et disparaissent complétement; par conséquent, tout est détruit quand la régénération commence. Il suivait nécessairement de là que la régénération est radicale, c'est-à-dire que les tubes nerveux de nouvelle formation n'empruntent absolument rien aux anciens. C'est en effet l'opinion que Waller a adoptée au sujet de la régénération; et, s'appuyant sur ce que l'on savait du développement des nerfs dans l'embryon, il est arrivé à la conclusion que les nouveaux nerfs proviennent du segment central.

M. Schiff[1], en étudiant le segment périphérique d'un nerf sectionné à l'aide de solutions de bichlorure de mercure, avait cru apercevoir le cylindre-axe dans l'intérieur des tubes dégénérés. Se fondant sur ce fait, il soutenait que le cylindre-axe est conservé dans les tubes nerveux du segment périphérique, et que la myéline seule y a disparu. Il ne pouvait dès lors admettre que les tubes nerveux se reforment de toutes pièces; aussi, d'après lui, toute la régénération est limitée à la reproduction de la myéline.

MM. Philippeaux et Vulpian se rangèrent à la manière de voir de M. Schiff.

Neumann, d'après lequel la myéline et le cylindre-axe, loin d'être détruits dans le segment périphérique, y disparaissent seulement parce qu'ils se confondent ensemble, admet naturellement que la régénération consiste simplement en une différenciation nouvelle de ces deux éléments.

[1] Pour la bibliographie, voyez tome I, p. 274.

La matière du cylindre-axe redevient cylindre-axe, la matière de la myéline redevient myéline.

Remak[1] a publié en 1862, sur le sujet qui nous occupe, un mémoire très-court (il n'a pas quatre pages), mais qui néanmoins a complétement changé la direction dans laquelle les histologistes étaient engagés. Il s'agit d'une simple observation faite pour ainsi dire par hasard. Un de ses anciens élèves, le docteur Behrend, pratiquait pour lui des sections de nerfs, et après un temps plus ou moins long, il lui apportait les pièces pour les examiner. La seule dont il soit question dans ce mémoire est un nerf sciatique de lapin enlevé six mois après la section. Remak y remarqua des tubes nerveux régénérés beaucoup plus minces que les normaux, et qui étaient contenus dans les anciennes gaînes de Schwann. Entre ces tubes et l'ancienne gaîne, il observa des amas de myéline. La conséquence qu'il fallait tirer de ce fait était qu'il se produit une néo-formation de tubes nerveux dans l'intérieur des anciens.

Examinons maintenant la théorie à laquelle Remak a été conduit par cette observation. Si des tubes nerveux nouveaux, se dit-il, se développent dans l'intérieur des anciens, aux dépens de quoi se forment-ils ? Ce ne peut être qu'aux dépens du cylindre-axe. Le cylindre-axe doit donc être conservé. Vous le voyez, ce n'est pas à la suite d'une observation directe, mais par induction, que Remak se rangea à l'opinion de M. Schiff. Il alla même plus loin ; comme il avait observé plusieurs tubes nerveux dans l'intérieur d'une ancienne gaîne de Schwann, il en conclut que le cylindre-axe se segmente pour les former. Par conséquent, d'après lui, non-seulement le cylindre-axe est conservé dans le segment périphérique pendant la pé-

[1] Remak, *Ueber die Wiedererzeugung von Nervenfasern*. Virchow's Arch., tome XXIII, p. 441.

riode de dégénération, mais encore il s'hypertrophie; il possède alors la propriété de se multiplier par segmentation longitudinale.

Remak n'a pas poursuivi ces recherches; il est probable que son attention en a été détournée par d'autres études. Mais, s'il avait fait une seule coupe transversale du segment périphérique, du quatrième au dixième jour après la section, il aurait reconnu que les cylindres-axes n'y sont pas conservés. Je n'ai pas besoin d'insister sur ce point; il y a peu de jours, nous avons examiné ensemble des préparations qui nous ont permis de nous former à ce sujet une opinion exacte et définitive. (Voy. p. 11, et t. I, p. 525.)

Je ne poursuivrai pas plus loin cet exposé historique; je passe de suite à l'étude expérimentale.

J'ai fait sur le sujet qui nous occupe des expériences nombreuses, il y a déjà longtemps. Plus récemment, je les ai reprises, afin de pouvoir vous montrer des préparations fraîches. C'est donc la seconde fois que je reprends cette question. Mes observations ont porté sur le lapin, le cochon d'Inde et le rat; ces animaux conviennent tout spécialement pour les expériences de cette nature, à cause de la rapidité avec laquelle se produisent chez eux la dégénération et la régénération des nerfs.

Les nerfs sectionnés ont été le sciatique et le pneumogastrique; mais je préfère le pneumogastrique, et voici pourquoi. Lorsque l'on a coupé le sciatique, la plaie guérit par première intention, si l'opération a été faite avec soin et proprement, et, si l'animal est vigoureux, sa santé n'en est d'abord pas altérée; mais bientôt il survient dans la patte paralysée des ulcérations qui s'étendent aux parties profondes et déterminent de la gangrène. On a beaucoup discuté sur le mécanisme de la production de ces altérations. Je ne m'en occuperai pas ici, parce qu'elles ne rentrent pas

directement dans notre sujet. Si je vous en parle, c'est uniquement pour vous dire que souvent les animaux y succombent avant que les phénomènes de régénération du nerf soient suffisamment avancés pour l'étude.

On pourrait éviter cet inconvénient en ne coupant qu'un ou deux des rameaux du sciatique ; mais alors, les nerfs à examiner étant très-grêles, il ne serait pas facile de les dissocier ; et comme la dissociation des nerfs régénérés est déjà par elle-même très-délicate, il faut éviter d'y ajouter une nouvelle difficulté.

La section du pneumogastrique se fait très-facilement ; la plaie qu'elle nécessite n'est pas profonde et guérit par première intention ; si l'on ne coupe qu'un seul pneumogastrique, la santé de l'animal n'en est pas altérée, et il est possible d'attendre plusieurs mois pour faire l'examen du nerf régénéré.

Une autre raison qui doit encore porter à choisir ce nerf est d'ordre histologique. Chez les animaux qui servent à nos recherches, le pneumogastrique est formé d'un seul faisceau. Par conséquent, les tubes nerveux à myéline et les fibres sans myéline dont il est composé, n'étant enveloppés que d'une seule gaîne lamelleuse, seront facilement mis en liberté.

Coupons le nerf pneumogastrique d'un lapin ou d'un rat ; attendons soixante à soixante-dix jours; au bout de ce temps, les phénomènes de régénération sont déjà bien marqués. Je dois vous dire de suite que mes expériences ont embrassé une plus longue période ; elles se sont étendues du vingtième au cent soixantième jour ; pour certains faits, on a intérêt à attendre jusqu'à cette époque, et même il serait bon de la dépasser, comme vous le verrez dans la suite.

Au bout de soixante jours, le nerf étant dénudé, on

constate qu'au niveau de la section il s'est produit un filament cicatriciel; en haut, à l'extrémité du segment central, se montre un bourgeon; il en existe un semblable à l'extrémité du segment périphérique. Enlevons le nerf avec précaution, et plongeons-le dans une solution d'acide osmique à un pour cent. Vingt-quatre heures après, nous remarquerons que le segment central est d'un noir intense; le bourgeon central est d'un noir moins foncé. Le segment cicatriciel est grisâtre; le bourgeon et le segment périphérique sont noirs, mais d'un noir un peu moins foncé que le segment central (Pl. I, fig. 9).

Nous allons étudier maintenant en détail ces différentes parties; notre description portera successivement sur le segment périphérique, le segment central, le segment cicatriciel, le bourgeon central et le bourgeon périphérique.

Parmi les faits que l'on observe, soit dans le segment central, soit dans le périphérique, soit entre eux, on peut en distinguer de deux sortes : les uns simples, les autres bizarres. J'emploie cette dernière expression parce que je n'en ai pas trouvé d'autre qui soit plus convenable pour ce que je veux dire. Je sais bien que les faits que nous appelons bizarres nous paraissent tels seulement parce que nous n'en avons pas l'explication et que nous n'en connaissons pas la nature. Il n'en est pas moins vrai, et vous le reconnaîtrez bientôt, qu'ici cette distinction est indispensable. En effet, si la plupart des faits relatifs à la régénération rentrent à peu près dans ce que nous savons aujourd'hui de l'histologie ou de l'histogénèse, il s'en montre également un certain nombre d'autres que

nous ne sommes pas encore en mesure d'expliquer. Si je mélangeais ces deux ordres de faits dans ma description, elle deviendrait pénible et pour vous et pour moi. Je les étudierai donc séparément, et je vous parlerai d'abord seulement des faits simples, c'est-à-dire de ceux qui concordent avec ce que nous savons en général sur la vie des éléments.

Commençons par le segment périphérique.

Si l'on examine une préparation du segment périphérique du nerf pneumogastrique, enlevé au bout de soixante à soixante-dix jours, fixé par l'acide osmique et dissocié avec soin, on y remarque un grand nombre de fibres pâles, munies de noyaux de distance en distance. La plupart des auteurs ont considéré ces fibres et les fibres de Remak comme identiques; il n'en est rien. Nos études précédentes nous ont appris en effet que les fibres de Remak sont anastomosées en réseau, tandis que celles que nous examinons ici sont parallèles et sans anastomoses sur toute la longueur du nerf. Ces fibres sont des tubes à myéline dégénérés.

A côté de ces fibres il en est d'autres, semblables aux précédentes, mais qui présentent sur leur trajet des renflements contenant ces boules de myéline dont je vous ai déjà parlé (voy. p. 9). Le diamètre de ces deux espèces de fibres est variable; les unes et les autres proviennent des tubes nerveux à myéline; elles sont garnies de noyaux et présentent une striation longitudinale (voy. p. 9). La différence qui se montre entre elles est tout à fait secondaire.

Outre ces deux espèces de fibres, on en remarque encore

qui possèdent par places des boules de myéline, et dans l'intérieur desquelles il y a un tube nerveux régénéré (voy. Pl. II, fig. 2). Ce tube est très-grêle, en général son diamètre ne dépasse pas 4 millièmes de millimètre, et il présente la coloration gris-bleuâtre caractéristique de la myéline teinte par l'acide osmique. Il possède des étranglements annulaires parfaitement nets, mais beaucoup plus rapprochés que ceux des tubes nerveux normaux. C'est ainsi que, dans une de ces petites fibres dont le diamètre est de 4 millièmes de millimètre, les étranglements sont à une distance de 150 millièmes de millimètre. Les segments interannulaires, qui présentent, comme dans les nerfs normaux, un seul noyau en leur milieu, sont donc beaucoup plus courts que dans les tubes nerveux adultes, où ils mesurent, comme vous le savez, 1000 millièmes de millimètre en moyenne. Leur longueur est en rapport avec le diamètre de la fibre, comme il en est du reste dans tous les nerfs.

Si les étranglements annulaires avaient été connus, cette seule observation aurait suffi à prouver que les fibres grêles du segment périphérique d'un nerf sectionné sont de nouvelle formation, puisqu'elles ont des segments interannulaires d'une longueur qui leur est spéciale.

Dans quelques-uns des anciens tubes, vous observerez non-seulement une, mais deux, trois, quatre ou un plus grand nombre de fibres nerveuses nouvelles (voy. Pl. II, fig. 1). Il est même parfois impossible d'en déterminer le nombre, non pas tant à cause de leur grande quantité, que parce qu'elles sont enroulées les unes sur les autres. La difficulté de les compter augmente encore quand cet enchevêtrement se produit au milieu des boules de myéline demeurées dans les anciens tubes.

Du centième au cent soixantième jour, et quelquefois

même déjà au soixantième, on rencontre dans le segment périphérique du nerf sectionné des tubes nerveux à myéline de nouvelle formation, qui ne sont pas contenus dans de vieilles gaînes de Schwann ; ils sont absolument libres. Bien que semblables à ceux d'un nerf normal, ils ont un diamètre moindre; leurs étranglements sont également plus rapprochés. C'est ainsi que, sur l'un d'entre eux dont le diamètre était de 10 millièmes de millimètre, les étranglements étaient distants de 300 ou 400 millièmes de millimètre. Les tubes nerveux de cette espèce sont très-souvent accompagnés d'une fibre nerveuse sans moelle qui les côtoie, ou d'un tube à myéline extrêmement grêle, qui passe tantôt sur l'un de leurs côtés, tantôt sur l'autre, et qui s'enroule autour d'eux comme un chèvrefeuille autour d'un arbrisseau.

Vous observerez encore des faisceaux de tubes nerveux qui sont absolument libres et autour desquels vous ne pourrez distinguer aucune gaîne qui se rapporterait à la gaîne de Schwann d'un ancien tube.

Enfin, vous serez témoins encore de la division de quelques tubes nerveux (Pl. II, fig. 3). Vous en verrez qui, au niveau d'un étranglement annulaire, donnent naissance à deux tubes de nouvelle formation qui se dirigent vers la périphérie.

Il est une dernière observation relative au segment périphérique, qui a été faite d'abord par Waller et vérifiée depuis par un certain nombre d'histologistes : au milieu des différents tubes nerveux dont je viens de vous donner la description, il y a des corps ovoïdes constitués par un plus ou moins grand nombre de boules de myéline noyées dans une masse protoplasmique commune. Dans leur intérieur, il existe un ou deux noyaux. J'ai déjà eu l'occasion de vous parler de ces corps à propos de la dégénération (voy.

p. 14) ; j'y reviens ici, parce qu'ils se montrent surtout en abondance au moment où la régénération se produit. Ils ne sont autre chose, comme je vous l'ai dit, que les parties renflées des anciens tubes, mises en liberté par la destruction des portions amincies et vides qui les reliaient les unes aux autres.

VINGT-QUATRIÈME LEÇON

(6 MARS 1877)

Régénération des nerfs sectionnés.

FAITS SIMPLES OBSERVÉS DANS LA RÉGÉNÉRATION. — *Segment central.* — Pas de modifications notables au-dessus du bourgeon.

Segment cicatriciel. — Nombre considérable de petits faisceaux nerveux, revêtus d'une gaîne, constitués par des fibres à myéline et des fibres sans myéline, dont le nombre relatif varie suivant le nerf et suivant la période de l'observation. — Volume de ces faisceaux. — Leur direction en tous sens.

Observation, au quatre-vingt-dix-neuvième jour après la section, d'une membrane cicatricielle très-mince entre deux bourgeons en apparence indépendants.

Bourgeon central.— Préparations par dissociation.— Types divers de tubes nerveux partant des tubes normaux : 1° Tube nerveux mince, situé au milieu d'une masse protoplasmique et entouré de fibres sans myéline. — 2° Cylindre-axe nu donnant naissance à deux tubes à myéline. — 3° Tubes à myéline en nombre variable partant simultanément de l'ancien tube. — 4° Tube à myéline entouré d'un tube sans myéline venant de beaucoup plus haut. — 5° Tube nerveux nouveau qui présente sur son trajet un segment interannulaire plus court et plus mince que les autres. — 6° Tube qui se multiplie par divisions successives de manière à devenir un faisceau.

Préparations par coupes.— Procédé opératoire. — Faits observés : Tubes plus ou moins nombreux, à côté de l'ancien cylindre-axe pourvu ou dépourvu de sa gaîne de myéline.

Rapports du bourgeon central avec le segment cicatriciel. — Les tubes nerveux de ce bourgeon se continuent à plein canal avec les faisceaux nerveux de la cicatrice.

Bourgeon périphérique. — Mêmes altérations que dans tout le segment périphérique. — Les tubes nerveux du segment cicatriciel y pénètrent, soit dans les anciennes gaînes de Schwann, soit entre elles.

MESSIEURS,

Nous avons commencé l'étude des faits que l'on observe dans le segment périphérique du vingtième au cent soixantième jour après la section.

Aux différentes formes de tubes nerveux que l'on y rencontre et que je vous ai décrites, je dois en ajouter une dont je ne vous ai pas parlé encore, et qui est assez commune: un tube nerveux, soit libre, soit contenu dans une ancienne gaîne, s'interrompt brusquement en apparence, tandis que sa direction est continuée par une fibre nerveuse sans moelle ; puis, à une certaine distance et tout aussi brusquement, on voit reprendre le tube à myéline. Il y a donc des fibres nerveuses à myéline qui peuvent être dépouillées de leur gaîne médullaire sur une partie de leur parcours, puis en être enveloppées de nouveau. Je vous donnerai l'explication complète de ce fait, qui se montre plus fréquemment encore dans le bourgeon central, lorsque nous nous occuperons du développement physiologique des nerfs.

J'aurais à vous signaler beaucoup d'autres dispositions des tubes nerveux, car je n'ai décrit que les principaux types, en laissant de côté toutes les formes intermédiaires; j'y reviendrai dans la suite, quand je ferai le résumé général du processus régénératif.

J'ai peu de chose à vous dire du segment central. Au-dessus du bourgeon qui le termine, ce segment est à peu près normal.

Abordons maintenant l'étude du segment cicatriciel. Que la section ait été pratiquée sur un nerf unifasciculaire comme le pneumogastrique, ou sur un nerf multifasciculaire comme le nerf sciatique, il est remarquable de voir que la cicatrice est toujours constituée par un nombre très-considérable de petits faisceaux nerveux. Ce fait, intéressant en lui-même, prend une importance toute spéciale quand on recherche le mode suivant lequel se produit la cicatrisation des nerfs. En effet, il suffirait à lui seul à

prouver que la cicatrice n'est pas une simple soudure entre les deux segments nerveux, mais quelque chose de beaucoup plus compliqué. Je reviendrai sur cette question à propos du rapport du segment cicatriciel avec les deux autres segments.

Les petits faisceaux nerveux qui concourent à la formation du segment cicatriciel ont une structure franche; ils ne contiennent ni gouttes de myéline, ni granulations graisseuses. Ils sont entourés d'une enveloppe très-mince, tapissée sur sa face profonde de cellules endothéliales (voy. Pl. II, fig. 5), analogue, en un mot, à la gaîne que, sur les petits nerfs normaux, nous avons appris à connaître sous le nom de gaîne de Henle. Sur certains de ces faisceaux, la gaîne paraît simplement composée de cellules endothéliales soudées les unes aux autres par leurs bords.

Faisons l'analyse de cette gaîne, et d'abord disons quelques mots du mode de préparation qu'il convient de suivre pour l'étudier. Le segment cicatriciel, quoique formé par un tissu dense et serré, n'est pas très-difficile à dissocier. Les faisceaux que l'on en obtient par la dissociation ne sont pas très-étendus, il est vrai, mais ils ont le plus souvent une longueur suffisante pour l'étude. Sur beaucoup de points, la gaîne membraneuse qui les enveloppe a été déchirée et refoulée; elle apparaît alors comme un manchon d'étendue variable, sur lequel se dessinent des plis plus ou moins accusés. Lorsque cette membrane n'est pas plissée, et c'est le cas le plus fréquent, elle se présente sous la forme d'une enveloppe à peu près cylindrique, dont le contour est indiqué par deux lignes droites parallèles embrassant l'ensemble des tubes nerveux. Entre ces derniers et la gaîne se distinguent des noyaux aplatis et allongés, comme ceux qui existent sur les gaînes des ramifications terminales des nerfs. Vous verrez sous un de ces microscopes une pré-

paration (Pl. II, fig. 5) où la gaîne dont je vous parle est devenue parfaitement évidente, grâce aux déchirures qui s'y sont produites par suite des manœuvres de dissociation. Les cellules qui la doublent, bien reconnaissables à leurs noyaux colorés par le carmin, s'en détachent sur quelques points, au niveau desquels la membrane semble interrompue, ce qui porterait à croire qu'elle est de nature purement cellulaire.

Quant à la structure des éléments nerveux qui les constituent, les petits faisceaux du segment cicatriciel présentent des différences considérables. Ils contiennent des tubes à myéline et des fibres sans myéline, mais le nombre relatif de ces deux sortes d'éléments varie beaucoup ; certains petits faisceaux sont même composés uniquement de fibres sans myéline. D'autres présentent, à côté de ces dernières, un ou deux tubes à myéline ; d'autres enfin sont formés uniquement ou presque exclusivement de tubes à myéline.

Ces différences tiennent, d'une part à la constitution du nerf que l'on a sectionné, de l'autre, au temps qui s'est écoulé depuis la section. Si vous examinez des faisceaux du segment cicatriciel d'un nerf pneumogastrique soixante-douze jours après la section, vous serez frappés de voir que la majeure partie d'entre eux sont constitués par des fibres sans myéline ; c'est pour cela qu'après avoir été soumis à l'action de l'acide osmique ce segment paraît seulement grisâtre. Dans le segment cicatriciel du nerf sciatique, au contraire, vous rencontrerez, à la même époque, un très grand nombre de fibres nerveuses à myéline.

Comme je viens de vous le dire, le temps est également un facteur important. Dans un nerf où les fibres sans myéline dominent du soixantième au centième jour, les fibres à myéline semblent, au contraire, les plus nombreuses

du centième au cent soixantième jour. Cette observation montre que, dans la cicatrice, les fibres nerveuses subissent une transformation graduelle; dépourvues de myéline au début, elles s'en enveloppent ensuite et finissent par constituer de jeunes tubes nerveux, dans lesquels les étranglements annulaires sont nettement accusés.

Le volume des faisceaux nerveux du segment cicatriciel est fort variable; les plus gros peuvent avoir jusqu'à cinq fois le diamètre des plus petits. Sur leur trajet, ils montrent assez souvent des bifurcations. A ce niveau, la gaîne qui les enveloppe se divise comme le faisceau lui-même. Elle se comporte absolument comme la gaîne de Henle sur les ramifications terminales des nerfs. J'ai assez longuement insisté sur ce fait (voy. t. I, p. 168), pour n'avoir pas besoin d'y revenir ici.

Les faisceaux nerveux de la cicatrice sont loin d'être parallèles; ils divergent au contraire dans des directions très-variées. Si l'on dissocie avec quelque ménagement et après l'avoir fixé par l'acide osmique le segment cicatriciel d'un nerf sciatique enlevé entre le soixantième et le centième jour après la section, on peut en obtenir des fragments assez étendus, allant même quelquefois depuis le bourgeon central jusqu'au bourgeon périphérique. Dans ces préparations, certains faisceaux sont parallèles à l'axe du segment; d'autres s'en dégagent plus ou moins obliquement ou même perpendiculairement à sa direction, et s'échappent sur ses bords; tous ces faisceaux s'entre-croisent de diverses manières les uns avec les autres.

Les préparations que j'avais obtenues antérieurement m'avaient permis déjà de me former une opinion très-arrêtée sur cet entre-croisement, malgré l'objection que l'on pouvait tirer de ce que, dans la dissociation, les aiguilles avaient dû changer la direction des faisceaux; mais hier

j'ai eu l'occasion de faire à ce sujet une observation intéressante et tout à fait démonstrative. Voici en quoi elle consiste. Chez un lapin, j'avais coupé, il y a aujourd'hui cent jours, le nerf sciatique au niveau de l'échancrure ischiatique. Hier, après avoir sacrifié l'animal, j'ai examiné la région correspondante à la section, et j'ai constaté les faits suivants : Il s'était formé un bourgeon central volumineux. Le bourgeon périphérique était également bien marqué, mais d'une dimension moindre. Ces deux bourgeons, distants d'environ un centimètre, se terminaient d'une façon complétement indépendante l'un de l'autre, et reposaient simplement sur une membrane brillante qui revêtait l'ischion et qui paraissait être de nature conjonctive. Le segment cicatriciel semblait manquer complétement.

Je me suis demandé si réellement il n'en existait pas. Pour m'en assurer, j'ai badigeonné à plusieurs reprises, avec un pinceau trempé dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100, la région intermédiaire aux deux bourgeons nerveux. J'ai vu alors s'y dessiner de petites lignes noires entre-croisées en différents sens, ce qui indiquait la présence de fibres nerveuses à myéline.

Après avoir fait agir ainsi l'acide osmique pendant un quart d'heure environ, j'ai pu détacher du tissu sous-jacent une membrane extrêmement mince, brunie par l'osmium, et qui reliait le bout central avec le bout périphérique. Cette membrane était assez fine pour qu'il fût possible de l'observer tout entière sous le microscope. Je l'ai d'abord examinée dans l'eau; puis, pour en faire une préparation persistante, je l'ai mise à macérer pendant un quart d'heure dans l'alcool au tiers, pendant un second quart d'heure dans l'alcool à 36°, puis, pendant un quart d'heure encore, dans l'alcool fort, et enfin je l'ai plongée dans l'alcool absolu, la déshydratant ainsi progressive-

ment, afin de ne pas la ratatiner. Ensuite, je l'ai rendue transparente par l'essence de girofle, et je l'ai montée dans le baume du Canada.

Sur cette préparation, qui est disposée devant vous (voy. Pl. II, fig. 7), vous reconnaîtrez que, du segment central au segment périphérique, il s'étend un réseau de faisceaux nerveux s'entre-croisant dans toutes les directions. Les uns sont longitudinaux, les autres obliques, d'autres encore tout à fait transversaux ; certains même, après un parcours descendant, forment une anse et remontent vers le bourgeon central. Ces faisceaux se montrent sur toute l'étendue de la préparation, qui a au moins un centimètre de largeur, et il est très-probable qu'ils se poursuivaient encore au delà ; en effet, sur les bords de la membrane que j'ai détachée, on distingue des faisceaux coupés ; je n'avais donc pas enlevé toutes les parties sur lesquelles s'étendaient les éléments nerveux.

En examinant avec attention les faisceaux nerveux compris dans la préparation, vous les verrez se diviser, s'anastomoser les uns avec les autres, et former un véritable plexus.

L'importance de cette observation se comprend d'emblée. On a soutenu, vous le savez, qu'un nerf absolument séparé de son centre peut se régénérer, et qu'il se régénère effectivement au bout d'un certain temps. Comme ce fait a été annoncé par des observateurs exacts et consciencieux, MM. Philippeaux et Vulpian, on y a ajouté foi. J'y ai cru aussi jadis, et aujourd'hui encore je suis convaincu que ces auteurs ne se sont pas trompés dans l'observation du fait qu'ils ont annoncé, et que dans leurs expériences les nerfs se sont bien réellement régénérés.

Mais voyez ce qui nous serait arrivé dans cette expérience si nous n'avions pas employé l'acide osmique. Nous n'aurions pas reconnu cette mince membrane cicatricielle, qui

paraissait au premier abord être simplement une lame de tissu conjonctif sous-jacente aux deux bouts du nerf sectionné. Nous aurions été persuadés dès lors que les deux extrémités du nerf se terminaient librement, et nous en aurions naturellement tiré la conclusion qu'il se fait dans le segment périphérique une régénération absolument indépendante du bout central, car il contenait un grand nombre de tubes nerveux de nouvelle formation.

Abordons maintenant l'analyse du bourgeon central. Nous allons y rencontrer des faits qui nous donneront la clef des phénomènes de la régénération.

Nous avons étudié déjà les modifications qui se manifestent dans les éléments nerveux du bourgeon central pendant les premiers jours qui suivent la section, et j'ai insisté, vous vous en souvenez, sur ce fait que les cylindres-axes, au lieu d'être détruits comme dans le segment périphérique, sont au contraire conservés, hypertrophiés et nettement striés (voy. p. 50). Cette hypertrophie est le phénomène initial de la régénération ; aussi ne devrait-on pas, à proprement parler, distinguer pour le bout central deux périodes, l'une de dégénération, l'autre de régénération. Il est plus exact de dire que la régénération y commence immédiatement après la section.

Je n'ai pas à revenir sur les phénomènes qui se succèdent du premier jour au vingtième jour ; nous nous en sommes occupés suffisamment. Je reprends donc cette étude à partir du vingtième jour, jusqu'au cent soixantième environ.

Les faits qu'il s'agit d'observer peuvent être reconnus sur des préparations par dissociation et sur des coupes.

Pour dissocier le bourgeon central, il faut le plonger

d'abord dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100; quelques heures de macération suffisent quand le liquide est abondant et que le fragment du nerf n'est pas trop volumineux. Quant à la dissociation elle-même, elle est laborieuse et délicate. Les produits inflammatoires, que nous avons vus se former dès les premières heures après la section, ont pris maintenant une telle consistance qu'il est fort difficile de dégager les tubes nerveux. Et cependant cela est indispensable; il est même nécessaire, pour les étudier, de les obtenir complétement isolés sur une certaine étendue; autrement on peut être assuré de commettre des erreurs.

Je n'ai pas à vous indiquer ici de règles à suivre. On sépare facilement en deux à l'aide des aiguilles la partie du fragment nerveux située au-dessous du bourgeon proprement dit; mais, si l'on saisit ensuite ces deux portions avec des pinces pour continuer la dissociation plus avant, on rencontre un obstacle absolu; et, si l'on emploie de la force, les fibres nerveuses se brisent au niveau du bourgeon. On est donc réduit à attaquer directement ce bourgeon avec les aiguilles et à altérer par le fait même un certain nombre des éléments nerveux qu'il contient; aussi est-ce surtout au hasard que l'on doit d'en rencontrer d'intacts, et dans ce cas l'habileté du micrographe dissociateur consiste précisément à profiter des hasards heureux qui se présentent, et à s'en assurer les résultats par des précautions délicates. C'est ainsi que nous avons réussi à dissocier convenablement les bourgeons nerveux et à en obtenir des préparations démonstratives.

Je vais vous indiquer maintenant les principales dispositions des tubes nerveux dans le bourgeon central, et vous pourrez les reconnaître à la fin de la leçon sous ces microscopes.

1° D'un tube ancien, terminé par un léger renflement

(comme ceux qui sont représentés fig. 7, 10 et 11, Pl. I) se dégage, dans la même direction, un tube à moelle grêle, mais cependant bien caractérisé par ses étranglements annulaires et par les noyaux des segments interannulaires. Entre ce petit tube de nouvelle formation et l'ancienne membrane de Schwann qui l'enveloppe, se distingue une masse granuleuse dans laquelle il existe des noyaux. Pour bien juger du nombre et du volume de ces noyaux, il est bon de les colorer par le picrocarminate et de faire agir ensuite l'acide acétique. On se convainc de cette façon qu'ils sont en quantité très-considérable. Parmi eux, quelques-uns au moins doivent être attribués à la masse protoplasmique dans le sein de laquelle on les observe, mais un certain nombre appartiennent certainement à des fibres nerveuses sans moelle. Ces fibres échappent souvent à l'observateur, mais dans quelques cas on en reconnaît nettement la présence à côté du tube nerveux grêle.

2° Du bourgeon terminal d'un tube nerveux normal (fig. 7, Pl. I) il se dégage un cylindre-axe qui reste nu sur une certaine longueur, et qui se divise un peu plus bas en deux ou en un plus grand nombre de parties, dont chacune devient un tube nerveux à myéline.

3° De l'extrémité de l'ancien tube il part en même temps plusieurs tubes nerveux à myéline plus petits, mais bien caractérisés par leurs étranglements et leurs noyaux. Ces tubes de nouvelle formation s'enroulent bientôt les uns autour des autres, de sorte qu'il est difficile de les suivre sur toute leur longueur.

4° Du bourgeon d'un tube ancien s'échappe un tube à moelle d'un diamètre plus petit autour duquel s'enroule un tube encore plus grêle. En examinant attentivement ce second tube, on s'aperçoit qu'il ne prend pas naissance, comme le premier, à l'extrémité myélinique du tube normal ; il re-

monte beaucoup plus haut; il se place au-dessous de la gaîne de Schwann de l'ancien tube, et rampe dans la masse protoplasmique qui double cette dernière.

5° Un gros tube à myéline paraît se terminer brusquement; il en part un tube beaucoup plus grêle qui se termine à son tour brusquement en se continuant par un tube aussi gros que celui qui lui avait donné naissance (Pl. II, fig. 4) et le tout est contenu dans l'intérieur d'une gaîne de Schwann non interrompue. Le tube mince qui s'intercale ainsi sur le trajet d'un tube plus gros est un segment interannulaire, comme permet de le reconnaître le noyau situé en son milieu. Ce segment, plus mince que les autres, est en même temps plus court.

6° La disposition dont je vais vous entretenir est une des plus communes et je dois y insister à cause de son importance. De l'extrémité à myéline de l'ancien tube part un tube grêle qui, après un court trajet, se divise pour donner naissance à deux tubes à peu près de même volume que lui; chacun de ces tubes, après un trajet plus ou moins long, se divise à son tour, et ainsi de suite, de telle sorte qu'en suivant de haut en bas la gaîne de Schwann à partir de l'extrémité du tube resté normal, on la voit renfermer d'abord un, puis deux, puis quatre, puis huit tubes nerveux, puis un nombre de plus en plus grand. Pour les contenir tous, l'ancienne gaîne de Schwann, nettement reconnaissable aux boules de myéline qui y sont logées de distance en distance, s'élargit de plus en plus et prend la forme d'un entonnoir très-allongé (voy. Pl. II, fig. 11).

Je viens de décrire les principaux faits que l'on observe dans le bourgeon central sur les préparations ob-

tenues par dissociation; il me reste à vous parler de ceux que l'on y reconnaît sur des coupes transversales.

Il est facile d'exécuter ces coupes; mais leur étude est parfois difficile, et, si l'on n'était guidé par des observations déjà faites au moyen de la dissociation, on ne saurait pas toujours interpréter les images qu'elles présentent.

Le bourgeon nerveux est mis à macérer dans une solution d'acide osmique au centième pendant vingt-quatre heures; puis il est placé pendant quelques heures dans l'eau, pour enlever l'excès du réactif; après cela, il est plongé pendant vingt-quatre heures dans une solution de gomme, et enfin dans l'alcool fort qui précipite la gomme et donne à toute la pièce une consistance convenable. Les sections peuvent être pratiquées au microtome ou à main levée. Cependant, comme il est nécessaire qu'elles soient extrêmement minces, il est préférable de les faire à main levée en suivant les indications que je vous ai données (voy. t. I, p. 77). De plus, on a ainsi l'avantage de faire varier à volonté la direction de la coupe. Les tubes qu'il s'agit de sectionner sont, en effet, loin d'être parallèles; comme, dans le bourgeon qui les contient, il s'est développé des produits inflammatoires ou d'une autre nature entre les éléments nerveux, ceux-ci ont été nécessairement déjetés dans divers sens et sont devenus obliques les uns par rapport aux autres. Il en résulte qu'une coupe qui sera exactement transversale à l'axe du nerf aura atteint certains tubes transversalement, certains autres plus ou moins obliquement, d'autres enfin suivant leur longueur. Il est vrai qu'il en sera de même, quelle que soit la direction que l'on donne à la coupe; mais on comprend qu'il y a grand avantage à pouvoir faire varier cette direction pour observer d'autres dispositions ou pour sectionner dans un sens exactement transversal cer-

tains tubes sur lesquels devra spécialement porter l'examen.

A mesure qu'elles seront dégagées, les coupes seront mises dans l'eau pour dissoudre la gomme; ensuite on choisira celles où il y aura un nombre suffisant de tubes nerveux coupés en travers, et on les montera dans la glycérine. J'en ai coloré soit par le picrocarminate, soit par l'éosine, soit par le rouge d'aniline; j'en ai conservé d'autres sans aucune coloration. Pour les faits dont je vais vous parler, la coloration n'est du reste d'aucun secours.

Les tubes nerveux contenus dans ces préparations ont des dispositions diverses, ce qui ne doit pas vous surprendre, puisque vous êtes avertis maintenant de l'irrégularité du processus, et que vous savez que tous ces éléments ne sont pas modifiés de la même façon à partir du même niveau.

Parmi les tubes nerveux coupés transversalement (voy. Pl. II, fig. 6), il en est : 1° qui présentent la disposition normale (voy. t. I, p. 92); ils sont limités par un anneau de myéline coloré en noir par l'osmium, tandis que leur centre est occupé par un cercle incolore correspondant au cylindre-axe.

2° D'autres tubes nous montrent également une large couronne de myéline autour d'un cylindre-axe; mais, tout à côté, entre cette couronne et le contour extérieur mince représentant la gaîne de Schwann, se trouve un anneau noir correspondant à la coupe transversale d'un tube nerveux beaucoup plus grêle. L'existence d'un petit tube secondaire à côté d'un ancien tube et compris avec lui dans une même gaîne de Schwann vient confirmer une des observations que nous avions faites au moyen de la dissociation (voy. p. 61, 4°).

3° Le cylindre-axe, dépourvu de gaîne de myéline, occupe le milieu du tube; il est plongé dans une masse protoplasmique granuleuse qui le sépare de la membrane de Schwann et qui contient des noyaux.

4° Certains tubes nous présentent, à côté de la coupe d'un cylindre-axe nu, des coupes de petits tubes nerveux à myéline en nombre plus ou moins considérable. Cette observation prouve qu'un cylindre-axe simplement entouré de protoplasma a pu se diviser et donner naissance à des cylindres-axes secondaires, qui sont devenus des tubes nerveux, tandis que le cylindre-axe principal continuait à rester dépourvu de myéline.

5° Dans l'intérieur d'une ancienne gaîne de Schwann, il existe un grand nombre de petits tubes nerveux à myéline. Ces tubes sont coupés, les uns transversalement, les autres plus ou moins obliquement; ils sont, en effet, comme nous l'a appris l'observation du nerf dissocié, enroulés les uns autour des autres, et ils doivent être atteints par l'instrument tranchant dans des positions diverses. Ils sont quelquefois très-nombreux; j'en ai compté plus de vingt-cinq; il est probable que dans certains cas leur nombre serait plus considérable encore.

6° A côté de tubes nerveux grêles de nouvelle formation, il existe des amas de myéline. Ces amas, dont nous avons constaté l'existence sur les tubes nerveux isolés au moyen de la dissociation, se montrent déjà, comme vous le savez (voy. p. 9), dans les premiers jours qui suivent la section du nerf. Faut-il admettre qu'ils ont persisté jusqu'au moment où se fait la régénération? Cela est possible; mais je crois plutôt qu'ils proviennent d'un processus dégénératif secondaire, qui remonte dans les tubes nerveux et atteint le deuxième ou le troisième segment interannulaire au-dessus de la section.

Nous avons maintenant à nous occuper de l'union du bourgeon central avec le segment cicatriciel. Voici comment elle se fait : les petits faisceaux du segment cicatriciel se continuent à plein canal avec les anciens tubes nerveux du bourgeon central. D'après ce que je viens de vous dire sur la manière dont les nouveaux tubes sont entourés dans le bourgeon central par la gaîne de Schwann élargie en entonnoir, vous comprendrez facilement pourquoi, à leur issue du bourgeon, ils sont disposés en faisceaux ; mais ce qui se comprend moins bien, c'est comment, dans le bourgeon cicatriciel, chacun de ces faisceaux se trouve entouré d'une gaîne. L'ancienne membrane de Schwann les quitte, en effet, à l'extrémité du bourgeon central, et au delà, dans la cicatrice, il n'y a plus autour d'eux qu'un plasma dans lequel nagent des cellules variées. Il faut donc que la gaîne dont nous avons constaté l'existence autour de ces faisceaux du segment cicatriciel, cette gaîne de Henle pathologique, pour ainsi dire, soit une formation secondaire. Il est probable qu'elle s'est constituée aux dépens des cellules lymphatiques et des cellules connectives du tissu cicatriciel.

J'arrive au bourgeon périphérique, pour lequel il ne sera pas nécessaire de faire une longue description. Il me suffira de vous dire que, jusqu'à son union avec le segment cicatriciel, ce bourgeon présente des altérations semblables à celles du segment périphérique ; c'est-à-dire qu'il est constitué par des gaînes de Schwann contenant çà et là des amas ovoïdes de myéline et de granulations graisseuses. En outre, les tubes nerveux dégénérés présentent sur toute leur longueur des granulations graisseuses très-fines. La présence de ces granulations nous permettra de reconnaître les faisceaux qui appartiennent au segment cicatriciel et les anciens tubes nerveux du segment périphérique, quand

bien même ces derniers contiendraient déjà beaucoup de tubes nerveux de nouvelle formation. La limite sera indiquée nettement par le niveau où l'on cessera de remarquer des granulations graisseuses et des amas de myéline.

Sur une préparation par dissociation faite avec beaucoup de soin et que je soumets à votre observation, vous pourrez distinguer au premier aspect, grâce à la différence que je viens de vous signaler, la portion qui fait partie du segment cicatriciel et celle qui appartient au bourgeon périphérique. Après vous être ainsi orientés, vous constaterez que les tubes nerveux à moelle que contient ce bourgeon, et qui se trouvent, soit dans l'intérieur des anciens tubes dégénérés, soit entre ces tubes, se continuent avec les tubes nerveux des petits faisceaux du segment cicatriciel, et vous en tirerez la conclusion qu'ils ont leur origine dans le segment central.

VINGT-CINQUIÈME LEÇON

(8 MARS 1877)

Dégénération et régénération des nerfs.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL DES FAITS OBSERVÉS.

Loi qui domine les modifications des nerfs sectionnés : La dégénération, déterminée par la suractivité du protoplasma, porte sur la myéline et le cylindre-axe; elle s'étend dans le segment périphérique tout entier; elle ne se produit pas dans le segment central.

La régénération se fait aux dépens des cylindres-axes hypertrophiés du segment central, qui se divisent et forment de nouveaux tubes nerveux. Ces tubes passent à travers la cicatrice en faisceaux dirigés en sens divers, dont une partie atteint le segment périphérique et y pénètre graduellement jusqu'à son extrémité.

Questions et hypothèses qui se rattachent à ces faits : La suractivité du protoplasma dans le segment périphérique tient à la cessation de l'influence modératrice du nerf sur sa propre nutrition. — Le cylindre-axe résiste dans le segment central parce qu'il continue d'y être en rapport avec la cellule nerveuse dont il doit être considéré comme un prolongement. — L'accroissement des nouveaux nerfs se fait de la même manière que leur développement primitif chez l'embryon.

Rapport de la manière de voir de l'auteur avec les théories anciennes. — La théorie de Waller est exacte, excepté que cet auteur n'a pas reconnu l'entrée des nouveaux tubes dans les anciennes gaines. — Les théories de Schiff, de Philippeaux et Vulpian, et de Remak ne sont pas soutenables, puisque le cylindre-axe est détruit dans le segment périphérique.

FAITS BIZARRES OBSERVÉS DANS LA RÉGÉNÉRATION. — Enroulement de deux tubes nerveux comme les brins d'une corde. — Peloton de tubes nerveux. — Tubes nerveux en anses prenant ensuite une direction récurrente. — Formation dans le pneumogastrique de corps simulant des cellules nerveuses.

RÉSULTATS DE DIVERSES EXPÉRIENCES FAITES SUR LA DÉGÉNÉRATION ET LA RÉGÉNÉRATION DES NERFS. — Dans un nerf réséqué en deux points, le segment intermédiaire dégénère comme le périphérique. — Un segment du nerf sciatique introduit dans la cavité péritonéale dégénère comme le segment périphérique.

Segment du nerf sciatique du lapin, greffé sous la peau du même animal, enlevé et étudié au bout de soixante-douze jours : petit nerf de la région trouvé dégénéré dans le tissu du kyste formé autour du nerf greffé. Rapport de ce fait avec les expériences de MM. Arloing et Tripier. — Pas de régénération ni dans la greffe, ni dans le segment périphérique resté en place.
Résultats négatifs de transplantations de nerfs d'un animal chez un autre. — Critique de l'opinion d'après laquelle la régénération se produit dans des nerfs restant séparés de leur centre trophique.

Messieurs,

Dans la dernière leçon, j'ai achevé de décrire les phénomènes qui se produisent dans la régénération. Je me propose aujourd'hui de reprendre, dans son ensemble, la question des modifications qui surviennent dans les nerfs à la suite de leur section. Je vous donnerai d'abord un résumé général de tous les faits que nous avons observés dans le processus dégénératif et dans le processus régénératif, puis, rattachant ces faits les uns aux autres, j'essayerai de déterminer la loi qui les domine. Ensuite, je chercherai avec laquelle des opinions anciennes ma manière de voir est le plus en rapport.

Commençons par le résumé succinct des faits observés.

En premier lieu, nous avons vu qu'il survient dans le segment périphérique, quarante-huit heures après la section chez le lapin, le cochon d'Inde et le rat, quatre jours après la section chez le chien, au bout d'un temps beaucoup plus long chez la grenouille, une segmentation transversale de la myéline, qui se continue jusqu'à la formation de boules. Les résultats de cette transformation progressive persistent jusqu'à la régénération.

En second lieu, nous avons reconnu que ces modifications se produisent sous l'influence de l'activité du protoplasma du segment interannulaire, c'est-à-dire que ce protoplasma, s'accroissant et prenant une vitalité plus

grande, sectionne la myéline, d'abord au niveau des noyaux, et des incisures, puis en d'autres points du segment interannulaire.

En troisième lieu, pendant cette même phase du processus, toutes les masses protoplasmiques du faisceau nerveux : protoplasma du segment interannulaire, cellules lymphatiques, cellules conjonctives, cellules endothéliales des vaisseaux, cellules endothéliales de la gaîne lamelleuse, subissent une infiltration granulo-graisseuse. Cette infiltration est probablement le résultat d'une digestion de la myéline et d'une absorption de la graisse de cette substance à l'état de savon soluble.

En quatrième lieu, le cylindre-axe est coupé d'abord en différents points par le protoplasma des segments, et il disparaît finalement d'une manière complète.

Cinquièmement, au moment où la régénération survient, il ne reste plus dans le segment périphérique que les gaînes de Schwann, non pas vides, comme on l'a dit, mais contenant une masse de protoplasma qui renferme des noyaux et des granulations graisseuses. Çà et là se rencontrent dans ces gaînes des groupes ovoïdes de boules de myéline réunies les unes aux autres par une masse protoplasmique. Cette masse se confond du reste avec le protoplasma contenu dans les autres portions du tube nerveux.

Sixièmement, ces modifications s'étendent dans toute la longueur du segment périphérique, depuis le niveau de la section jusqu'aux dernières terminaisons du nerf et de ses rameaux.

Septièmement, dans le segment central, le cylindre-axe est conservé dans les tubes nerveux jusqu'au niveau de la section, excepté dans quelques-uns d'entre eux où, sous l'influence des cellules lymphatiques, il est détruit dans le voisinage immédiat de la plaie. Il est probable que les

parties des cylindres-axes qui sont ainsi rongées par les cellules lymphatiques sont celles qui ont été soumises à un certain degré de traumatisme lors de la section.

Huitièmement, les modifications qui se produisent dans le segment central pendant les deux ou trois premiers jours, l'hypertrophie et la striation du cylindre-axe, doivent être considérées comme le point de départ de la régénération.

Neuvièmement, chaque nouveau cylindre-axe formé par segmentation longitudinale de l'ancien est le point de départ d'un nouveau tube nerveux.

Dixièmement, les nouvelles fibres nerveuses sont d'abord dépourvues de myéline; elles en acquièrent par la suite.

Onzièmement, le développement des fibres nerveuses nouvelles aux dépens du segment central se fait par expansion périphérique. Nées dans le bourgeon central, ces fibres se prolongent à travers le segment cicatriciel jusqu'au segment périphérique, et y pénètrent, soit dans les anciennes gaînes de Schwann, soit entre ces gaînes.

Je dois examiner maintenant plusieurs questions que suggère nécessairement à l'esprit le résumé général que je viens de faire.

En premier lieu, nous devons nous demander quelle est la cause de la suractivité qui se manifeste dans le protoplasma et les noyaux interannulaires du segment périphérique d'un nerf sectionné.

Vous vous souvenez sans doute que j'ai écarté l'explication suivant laquelle le cylindre-axe, frappé de mort par la section, agirait sur les noyaux et le protoplasma de manière à en exciter l'activité, de même que le fait un fragment d'os nécrosé sur les parties voisines (voy. p. 23). Nous devons donc abandonner cette première hypothèse

et en chercher une autre qui soit en rapport avec les faits : vous savez que le système nerveux central agit en produisant, non-seulement des phénomènes d'excitation, mais aussi des phénomènes de modération ; c'est ainsi que, s'il active la nutrition des diverses parties de l'organisme, il la modère aussi d'autre part, et la maintient de la sorte dans les limites normales. Le nerf exerce une régulation analogue sur sa propre nutrition. Après la section, cette action modératrice est supprimée dans toute l'étendue du segment périphérique. Il en résulte que les parties élémentaires des tubes nerveux qui possèdent la vie la plus indépendante, c'est-à-dire les noyaux et le protoplasma des segments interannulaires, prendront une activité nouvelle. Cette activité, nutritive et formatrice tout à la fois, s'exercera aux dépens des éléments plus directement soumis au système central, et qui, en étant désormais séparés, n'ont plus qu'une résistance vitale très-faible.

Une seconde question qui se présente à nous est celle-ci : Nous avons observé dans le segment central des modifications de la myéline à peu près analogues à celles qui se produisent dans le segment périphérique. D'un côté comme de l'autre, les éléments cellulaires, soit ceux qui appartiennent au segment interannulaire lui-même, soit ceux qui sont venus du dehors, sont actifs, prolifèrent, se nourrissent et prennent les matériaux de leur nutrition dans leur voisinage immédiat. Nous devons nous demander pourquoi ces éléments ne détruisent pas toujours le cylindre-axe dans le segment central aussi bien qu'ils le rongent dans le segment périphérique.

A cette question, nous répondrons par une considération qui touche à la fois à l'histologie et à la physiologie. Lorsque nous étudierons le système nerveux central, vous verrez que les cylindres-axes doivent être regardés comme des

prolongements des cellules nerveuses. Il suit de là que, lorsqu'un cylindre-axe est coupé, sa portion périphérique n'est plus en rapport avec l'élément histologique dont elle faisait partie, et dont le centre est au noyau de la cellule nerveuse; cette portion perd par conséquent de son énergie vitale, et, si la mort n'y survient pas de suite (puisqu'elle conserve, comme nous avons pu le constater, ses propriétés physiologiques), elle est du moins plus facile à attaquer, et ne peut résister à l'action du noyau et du protoplasma. Dans le segment central au contraire, le cylindre-axe, restant en communication intime avec la cellule dont il émane, garde toute sa vitalité, et les éléments cellulaires qui se trouvent en contact avec lui ne réussissent pas à l'entamer.

Une troisième question a trait à la régénération. La voici : Comment se fait la croissance périphérique du cylindre-axe pour donner naissance aux nombreuses fibres qui en émanent? Je voudrais pouvoir vous montrer à ce sujet des préparations sur lesquelles ce processus s'observerait directement; mais les nerfs en voie de régénération, à cause de la grande intrication de leurs fibres, sont un des plus mauvais objets que l'on puisse choisir pour étudier la croissance des nerfs. Jusqu'à présent cette étude n'a guère été faite que sur l'expansion membraneuse de la queue des têtards; je vous exposerai ce que l'on sait sur ce point, lorsque je traiterai du développement des nerfs, mais je puis vous dire par avance que, dans cette expansion membraneuse, les histologistes ont reconnu que les tubes nerveux s'accroissent du centre à la périphérie, et qu'ils se développent par le bourgeonnement et l'extension progressive des cylindre-axes.

Après avoir exposé aussi clairement que possible ma manière de voir sur la régénération des nerfs, il me reste

à considérer les rapports qu'elle présente avec les théories anciennes.

Reprenons d'abord l'opinion de Waller. Cet observateur soutenait, vous vous le rappelez, que tous les tubes nerveux du segment périphérique dégénèrent entièrement, et que leurs éléments constitutifs ont tous disparu avant la régénération. Les nouvelles fibres nerveuses sont dans toutes leurs parties le résultat d'un bourgeonnement qui part du segment central.

Ma manière de voir est analogue à celle de Waller, au moins pour le point de départ de la régénération. On croyait cette opinion renversée par les observations de Remak (voy. p. 44), d'après lesquelles il se produit des tubes nerveux nouveaux dans l'intérieur des anciens tubes dégénérés du segment périphérique. Je me suis assez longuement étendu sur ces observations pour n'y pas insister ici. Elles firent tomber dans un discrédit immérité l'opinion de Waller, à tel point que cet auteur lui-même finit par l'abandonner, si j'en juge par une phrase de M. Vulpian[1], qui devait être bien renseigné à ce sujet, puisqu'il était en relations personnelles avec Waller.

Quant à l'opinion de M. Schiff, de MM. Philippeaux et Vulpian, et de Remak, elle n'est plus soutenable, puisque nous savons que le cylindre-axe est absolument détruit dans le segment périphérique au moment où la régénation commence.

Reste l'opinion de Neumann. Cette opinion n'est nullement en rapport avec les faits que nous avons analysés; je ne sais même pas sur quelles données cet auteur s'est appuyé pour imaginer sa théorie bizarre de la combinaison temporaire du cylindre-axe avec la myéline, à laquelle succéderait

[1] Vulpian. *Recherches relatives à l'influence des lésions traumatiques des nerfs*. Arch. de physiol., 1872, t. IV, p. 749.

ensuite une nouvelle différenciation. Aussi je ne la discute pas plus longuement.

Je me range à l'opinion ancienne de Waller, en y ajoutant cependant que les fibres de nouvelle formation, qui partent effectivement du segment central, comme il l'a dit, pénètrent en grande partie dans les tubes dégénérés du segment périphérique, où elles trouvent un milieu convenable pour leur végétation. Ces fibres, ainsi que vous avez pu le reconnaître, ne se logent pas toutes dans l'intérieur des anciennes gaînes de Schwann; quelques-unes s'insinuent entre ces gaînes, et elles s'y montrent soit isolées, soit groupées en faisceaux.

Bien qu'il ait manqué à Waller d'avoir observé cette dernière disposition, ses études n'en établissent pas moins un fait très-important : le développement centrifuge des fibres nerveuses de nouvelle formation. Le point de départ de ce développement est dans les cellules nerveuses centrales. En effet, les cylindres-axes n'étant en réalité que des prolongements de ces cellules, il est facile de concevoir que, tant qu'ils ne sont pas séparés de l'élément cellulaire auquel ils appartiennent, ils peuvent se développer et s'accroître. C'est à Waller que revient le mérite d'avoir reconnu cette relation et de l'avoir établie par des expériences concluantes. Je reviendrai sur ce sujet lorsque je traiterai des ganglions spinaux, et je reprendrai alors les expériences de Waller; je puis même vous dire dès aujourd'hui que je les ai déjà répétées et que je les ai trouvées parfaitement exactes.

Je passe maintenant aux faits bizarres qui se montrent pendant la régénération des nerfs, soit dans le segment central, soit dans le périphérique, et que j'ai réservés, comme je vous l'avais annoncé, pour la fin de cette description.

Ces faits résultent en général de l'exubérance du processus, qui est elle-même une conséquence de l'activité exceptionnelle du segment central du nerf sectionné. A ce point de vue, permettez-moi une comparaison : Lorsqu'une branche est retranchée à un arbre, il pousse à sa place plusieurs branches nouvelles dont chacune est plus vigoureuse que celle qui a été coupée; il s'est donc développé dans cette dernière, au-dessous de la section, une suractivité vitale considérable. Il en est de même dans les nerfs, et les faits bizarres qui se produisent, d'abord dans le bourgeon central et plus tard dans le bourgeon périphérique quand la régénération l'a atteint, sont dus au grand nombre et à l'activité exceptionnelle des fibres nerveuses nouvelles qui naissent aux dépens des anciennes.

Parmi ces faits, que l'on rencontre dans les nerfs en voie de régénération et qui ne s'observent jamais sur les tubes normaux contenus dans les troncs nerveux, le premier que je vous signalerai est l'enroulement de deux tubes nerveux l'un autour de l'autre. Je vous ai déjà montré le cas le plus simple de ce genre, l'enroulement d'un petit tube nerveux autour d'un tube plus gros; mais ce phénomène prend quelquefois une importance beaucoup plus grande; sur l'une des préparations que je soumets à votre observation, vous verrez deux tubes nerveux jeunes qui ont été assez heureusement isolés, et qui sont tordus l'un autour de l'autre comme les brins d'une corde (voy. Pl. II, fig. 9 A).

Une autre préparation du bourgeon central du même nerf (cinq mois et demi après la section) vous montrera un phénomène du même genre, mais encore beaucoup plus complexe. Plusieurs petites fibres sont enroulées ensemble pour former comme un peloton, puis elles se séparent pour marcher de nouveau ensuite parallèlement (Pl. II, fig. 9 B).

Pour expliquer cette disposition, on pourrait supposer que, la croissance de ces fibres vers la périphérie ayant été gênée, elles se sont trouvées, à mesure qu'elles se développaient, dans un espace beaucoup trop restreint, et ont été obligées de se replier les unes sur les autres. Cette hypothèse suffirait s'il s'agissait d'un entortillement quelconque, qui se comprendrait par la résistance opposée en un point à la progression des fibres nerveuses; mais elle n'explique pas comment ces fibres arrivent à un enroulement si complet et si régulier. C'est, comme je vous l'ai dit, un fait bizarre.

Voici un autre fait du même genre, mais dont l'explication est plus simple. Certains tubes nerveux donnent lieu à une végétation abondante de nouveaux tubes, qui ne peuvent pas trouver place à la périphérie. L'ancienne gaîne de Schwann, qui les contient, semble fermée en cul-de-sac (Pl. II, fig. 8), et les tubes nerveux qui y arrivent se comportent comme s'il y avait un obstacle à leur progression ultérieure. Le tube le plus extrême se contourne en anse et prend un trajet rétrograde; les tubes qui l'accompagnent se recourbent également et forment dans le cul-de-sac une série d'anses intriquées les unes avec les autres. Jusqu'où vont ces tubes nerveux devenus ainsi récurrents? Je l'ignore; mais je conçois qu'ils puissent remonter très-haut, et peut-être sont-ils précisément l'origine d'un certain nombre des tubes minces que nous avons vus s'enrouler autour des tubes plus gros, et que nous avons pu suivre dans leur trajet vers le centre jusqu'au deuxième ou au troisième segment interannulaire au-dessus du bourgeon central. Dès lors, le point de départ de ces tubes ne serait pas toujours dans un segment interannulaire situé plus ou moins haut, comme nous le supposions (voy. p. 61, 4°); ils viendraient de la périphérie, et ce serait vers leur terminaison que nous les

aurions suivis en les observant de plus en plus haut dans le segment central.

J'arrive à un troisième fait, qui est bien plus extraordinaire encore. Ce fait, qui a été signalé, il y a deux ans, par Sigmund Mayer[1], de Prague, est la formation de prétendues cellules nerveuses dans le segment central. J'avoue qu'au premier abord, en considérant les figures de Sigmund Mayer et en lisant le texte de son mémoire, j'ai été peu disposé à admettre la réalité de ses assertions; mais, depuis lors, j'ai fait de nouvelles préparations dans le but spécial de vérifier ce fait, et j'ai pu constater qu'il se forme en effet des corps qui ne sont pas sans analogie avec les cellules ganglionnaires.

Mayer a fait ses expériences sur le nerf crural et sur le nerf pneumogastrique du lapin; mais, ni dans son texte ni dans l'explication de ses figures, il ne dit si les cellules nerveuses qu'il représente proviennent de l'un ou de l'autre de ces deux nerfs. Pour moi, je n'ai pu obtenir de ces singulières productions que dans le nerf pneumogastrique, à partir du soixantième jour après la section. J'en ai observé dans le segment central, dans le segment cicatriciel et quelques-unes même dans le bourgeon périphérique. Elles se montrent sous la forme de globes réfringents, homogènes, se colorant en gris plus ou moins foncé par l'acide osmique. Le plus souvent elles simulent des cellules bipolaires et semblent placées sur le trajet d'une fibre sans moelle. J'ai disposé sous un de ces microscopes une préparation d'ensemble où vous verrez ces globes, abondants dans le segment supérieur, surtout au voisinage de son bourgeon terminal, beaucoup plus rares dans le segment cicatriciel, et réduits au nombre de cinq ou six dans le bourgeon périphérique.

[1] Sigmund Mayer. *Die peripherische Nervenzelle und das sympathische Nervensystem*. Archiv für Psychiatrie, 1876, p. 450.

Un examen attentif ne m'a pas permis de reconnaître dans ces globes l'existence d'un noyau ; on ne saurait donc les considérer comme des cellules nerveuses, car dans ces dernières il existe toujours un noyau spécial bien marqué.

Pour ne négliger aucun des côtés de la question qui nous a occupés depuis ces quelques semaines, il me reste à vous rendre compte, en manière d'annexe, d'un certain nombre d'expériences que j'ai entreprises pendant le cours de ces leçons pour élucider divers points de détail, et à vous indiquer les résultats soit positifs, soit négatifs, que j'ai obtenus.

Dans une première série d'expériences, chez le rat, le cochon d'Inde, le lapin, au lieu de couper le nerf sciatique en un seul point, j'y ai pratiqué deux sections à quelque distance l'une de l'autre et j'ai laissé dans la plaie le fragment ainsi réséqué. J'ai constaté le quatrième, le cinquième et le sixième jour que, dans ce segment intermédiaire, les modifications dites dégénératives sont absolument les mêmes que dans le segment périphérique. Les deux extrémités supérieure et inférieure du fragment réséqué sont semblables au bourgeon périphérique.

Dans une seconde expérience, j'ai introduit un segment du nerf sciatique d'un rat dans la cavité péritonéale du même animal et je l'y ai laissé pendant trois jours ; au bout de ce temps, il s'était produit dans ce petit segment, ainsi transplanté, des modifications absolument semblables à celles du segment périphérique du nerf réséqué, comme je l'ai constaté en les examinant comparativement et comme vous pourrez le reconnaître vous mêmes sur ces préparations : hypertrophie des noyaux et du protoplasma du segment in-

terannulaire, segmentation consécutive de la myéline, etc.

Dans une troisième expérience, j'ai glissé sous la peau de la cuisse d'un lapin adulte un segment du nerf sciatique du même animal, pris sur le membre opposé et un segment du nerf sciatique d'un lapin nouveau-né, mesurant chacun environ un centimètre de longueur. L'opération ayant été faite avec précaution et au moyen d'une très-petite plaie, il n'y a pas eu de suppuration. Comme je voulais reconnaître s'il se produirait des phénomènes de régénération, j'ai attendu soixante-douze jours, sachant, d'après des expériences antérieures, que c'est environ au bout de ce temps que la régénération est suffisamment accusée chez le lapin. J'ai alors sacrifié l'animal, et, dénudant avec soin la région où la greffe avait été pratiquée, j'ai retrouvé dans le tissu cellulaire sous-cutané les deux segments de nerf que j'y avais introduits; ils étaient mobiles et enfermés dans des kystes formés par le tissu conjonctif avoisinant.

En disséquant le kyste dans lequel le segment de nerf sciatique adulte était contenu, j'y ai trouvé de petits filets nerveux, et, après les avoir soumis à l'action de l'acide osmique, je les ai isolés pour les examiner au microscope. Vous pourrez observer tout à l'heure une préparation que j'en ai faite. Vous y reconnaîtrez un grand nombre de fibres nerveuses sans myéline, quelques fibres à myéline et des amas de myéline granuleuse correspondant seulement à deux ou trois tubes dégénérés.

Comme ces filets nerveux appartiennent au tissu conjonctif dans lequel le sciatique greffé a été introduit, et qu'ils n'ont par conséquent aucun rapport avec ce nerf, nous devons nous demander pourquoi ils contiennent des boules de myéline, qui sont un indice de dégénération. Pour l'expliquer, il faut admettre qu'en praquant la greffe le filet nerveux qui a attiré notre attention

a été divisé. La portion que nous en avons examinée correspond certainement au segment central, comme le prouve le nombre très-limité de fibres dégénérées qu'il contient. En effet, comme l'ont signalé MM. Arloing et Tripier[1], quand on a sectionné les nerfs très-près de leur terminaison, la dégénération se produit dans quelques-unes des fibres du segment central. Pour expliquer ce fait, ils ont admis l'existence de tubes nerveux récurrents, c'est-à-dire de tubes qui passeraient de l'extrémité périphérique d'un nerf dans celle d'un autre pour suivre dans ce second nerf un trajet centripète. Il est évident dès lors que, si l'on sectionne le second nerf, les tubes récurrents qui s'y trouvent seront dans une condition inverse des autres, c'est-à-dire que c'est dans le segment central que leur cylindre-axe, séparé de la cellule nerveuse dont il tire son origine, devra dégénérer, tandis qu'il sera au contraire conservé dans le segment périphérique.

J'ai saisi cette occasion pour vous parler des observations intéressantes de MM. Arloing et Tripier; je ne m'étendrai pas davantage sur leur travail, car il est surtout fait au point de vue physiologique, qui ne doit pas nous occuper spécialement ici.

Je reviens à l'expérience dont je vous entretenais. Le segment de nerf sciatique adulte enkysté présentait des phénomènes de dégénération absolument semblables à ceux qui se montraient dans le segment périphérique resté en place et que j'ai examiné comparativement. Dans ce dernier, la régénération n'avait pas encore commencé, sans doute à cause de la grande distance qui séparait les deux segments; si j'avais attendu plus longtemps, j'aurais certainement constaté des phénomènes de régénération, dont on

[1] Arloing et Tripier. *Des conditions de la persistance de la sensibilité dans le bout périphérique des nerfs sectionnés*. Arch. de physiol., 1876, p. 11.

pouvait déjà remarquer les débuts dans le bourgeon central et un peu au delà.

Quant au segment du nerf sciatique du lapin nouveau-né, il présentait une dégénération complète et contenait même des granulations calcaires ; il n'était plus possible d'y reconnaître aucune fibre nerveuse.

Dans cette expérience, comme vous le voyez, nous n'avons pas constaté trace de régénération. Mais je conçois fort bien que, dans certains essais de greffe, le nerf greffé puisse contenir quelques fibres régénérées. L'observation que nous avons faite sur le petit filet nerveux contenu dans la paroi du kyste est même instructive à cet égard. Supposons en effet que, pendant l'introduction de la greffe, quelque rameau nerveux ait été lésé ; les tubes divisés se comporteront dans leur segment central comme nous savons, c'est-à-dire qu'ils donneront naissance à un grand nombre de tubes de nouvelle formation ; parmi ces derniers, il y en aura peut-être qui se dirigeront vers le nerf greffé et y pénétreront. Il est évident qu'au premier abord on devra croire qu'ils se sont produits aux dépens de l'ancien nerf lui-même, et être porté à en conclure que celui-ci s'est régénéré sans être en relation avec un centre trophique.

Ces premières expériences m'ont conduit à en tenter d'autres dont je vous dirai quelques mots, bien que je n'en aie obtenu aucun résultat positif. Vous savez que la dégénération se produit au bout de quatre jours chez le chien, au bout de quarante-huit heures chez le lapin et chez le rat, au bout de trente ou quarante jours chez la grenouille ; je me suis demandé ce qui arriverait si l'on greffait un nerf de chien sur un lapin ou inversement un nerf de lapin chez le chien, un nerf de rat chez la grenouille ou un nerf de grenouille chez le rat.

J'ai exécuté ces diverses expériences. Dans toutes les trans-

plantations que j'ai ainsi pratiquées d'un animal sur un autre, les nerfs ont péri et ont subi des modifications analogues à celles que l'on aurait pu produire sur eux avec certains réactifs, comme, par exemple, de la transsudation sous la membrane de Schwann, des incisures très-accusées, les segments cylindro-coniques écartés les uns des autres, des cylindres de myéline fragmentés, etc. Ce dernier fait, c'est-à-dire la fragmentation de la myéline, a été observé sur le nerf du lapin introduit sous la peau de la cuisse du chien, et il doit être attribué aux mouvements de l'animal. En effet, les noyaux des segments interannulaires n'étaient pas gonflés et le protoplasma n'était pas accru aux points où la myéline était interrompue. La fragmentation de la myéline, qui n'existait du reste qu'en quelques points, avait donc été déterminée par une cause bien différente de celle qui la produit dans le segment périphérique d'un nerf sectionné.

Une dernière question, et j'aurai terminé ce que j'ai à vous dire sur la régénération. Il s'agit de la régénération des nerfs quand ils sont absolument séparés de leurs centres.

En 1859, MM. Philippeaux et Vulpian ont publié, dans les comptes rendus de la Société de biologie, un long mémoire dans lequel ils relatent des expériences qui tendent à démontrer que des nerfs séparés de leurs centres trophiphes, et restant séparés de ces centres, peuvent se régénérer. Comme je l'ai déjà dit, les faits paraissent bien observés ; les auteurs qui les affirment sont sérieux, et leurs expériences nombreuses ne laissent aucun doute sur la réalité du résultat, si elles sont prises à la lettre. Mais lisons le récit d'une seule de ces expériences, et nous apercevrons une cause d'erreur possible, liée à l'insuffisance des méthodes :

« ... Chez lui (un chien) cinquante jours après l'opération, il y a une régénération d'une grande quantité de tubes nerveux. On a enlevé un segment du bout périphérique pour faire cet examen. Dix jours plus tard, un nouvel examen montre que tous les tubes régénérés se sont altérés de nouveau [1]. »

Avec les notions que nous avons acquises maintenant, il est à peine besoin de développer les réflexions suggérées par ce passage du mémoire de MM. Philippeaux et Vulpian. Je crois pour ma part qu'il y a eu en réalité dans le nerf sciatique du chien sur lequel a été faite cette expérience des relations entre le segment central et le segment périphérique, mais qu'elles ont échappé par suite d'une observation insuffisante, comme elles nous auraient facilement échappé dans l'expérience dont je vous ai rendu compte antérieurement (voy. p. 57).

[1] Philippeaux et Vulpian. *Recherches expérimentales sur la régénération des nerfs séparés des centres nerveux.* — Comptes rendus des séances et mémoires de la Société de biologie, série III, t. I, 1859, p. 357.

VINGT-SIXIÈME LEÇON

(13 MARS 1877)

Terminaison des nerfs dans l'organe électrique de la torpille.

TERMINAISONS PÉRIPHÉRIQUES DES NERFS. — Nécessité d'en faire l'étude avant d'arriver au système nerveux central.

TERMINAISONS NERVEUSES MOTRICES OU CENTRIFUGES. — Elles sont de trois sortes : électriques, musculaires, glandulaires.

TERMINAISON DES NERFS DANS L'ORGANE ÉLECTRIQUE DE LA TORPILLE. — Description de l'organe électrique de la torpille. — Situation, dimension, rapports. — Nerfs qui s'y rendent. — Lobes électriques d'où partent ces nerfs. — Prismes qui constituent l'organe électrique. — Lames qui cloisonnent ces prismes. — Ramifications nerveuses dans ces lames.

Grand nombre d'observateurs qui ont étudié cet organe. — L'intérêt qui s'y attache provient de ce que l'on espère y trouver la clef des terminaisons nerveuses en général.

Historique. — *Première période* : 1840-1859. — Savi. Il admet un réseau fermé. — R. Wagner : Terminaisons nerveuses libres. — Cases qui constitueraient les prismes. — Pacini : Existence d'une seule espèce de lames. — Remak : Ramifications nerveuses suivies beaucoup plus loin. Tissu muqueux entre les lames. — Extrémités libres en forme de pilons. — Palissades terminales formées par des fibres perpendiculaires aux lames. — Kölliker : Réseau fermé. — M. Schultze : Nature électrique de la portion homogène de la lame.

MESSIEURS,

Le programme que je me suis tracé et que je suivrai pas à pas m'amène à vous parler maintenant des terminaisons périphériques des nerfs.

J'entreprendrai l'étude de ces terminaisons avant d'aborder celle du système nerveux central, d'une part parce que

l'observation en est plus simple, et de l'autre parce que, en suivant cette marche, nous arriverons forcément, chemin faisant, à examiner certains appareils nerveux dont la connaissance nous aidera à comprendre la structure du cerveau et de la moelle épinière.

Il existe, en effet, dans quelques organes, des centres d'innervation indépendants jusqu'à un certain point du système nerveux central, et qui lui sont analogues par leurs fonctions et leur structure. Ces centres périphériques, qui sont quelquefois étalés en couches minces, se prêtent admirablement à l'observation microscopique; aussi pourrons-nous probablement y élucider des questions qu'il serait impossible d'aborder de front pour les centres cérébro-spinaux.

La terminaison périphérique des nerfs se fait dans des organes de mouvement et dans des organes de sensibilité. Dans les premiers, les centres nerveux transmettent par les nerfs l'incitation motrice aux organes; cette transmission est donc centrifuge. Dans les nerfs sensitifs, au contraire, la transmission est nécessairement centripète, puisque ces nerfs portent à un centre une excitation qui a pris naissance dans un organe de sensibilité.

Nous étudierons en premier lieu les terminaisons de nerfs de mouvement.

Les nerfs de mouvement ou à action centrifuge sont de différents ordres. Suivant les organes dans lesquels ils se distribuent, ils sont moteurs électriques, moteurs musculaires et moteurs glandulaires. A ces trois ordres de nerfs, je dois ajouter encore ceux qui vont inciter à des mouvements des cellules qui ne sont ni électriques, ni musculaires, ni glandulaires, comme par exemple les cellules à pigment, que l'on rencontre chez beaucoup d'animaux, et en particulier chez les céphalopodes.

Nous commencerons l'étude des terminaisons motrices

par l'analyse des terminaisons nerveuses dans l'organe électrique des poissons.

Des poissons de diverses familles donnent à volonté des décharges électriques; ils les utilisent pour se défendre de leurs ennemis, et peut-être pour attaquer leur proie et s'en rendre maîtres; je n'entre pas dans ces considérations de physiologie zoologique qui ne sont pas de mon domaine, et j'arrive de suite à l'anatomie.

Parmi ces poissons, je vous parlerai surtout du genre torpille, qui se trouve sur nos côtes. Dans l'Océan, on rencontre principalement l'espèce dont je vous présente ici un échantillon, la torpille marbrée, *torpedo galvani;* dans la Méditerranée, il y a, en outre, deux autres espèces : la *torpedo narce* ou *ocellata* et la *torpedo nobiliana*. Mes recherches ont porté sur la première espèce, la torpille marbrée, parce que je les ai faites à Concarneau, où elle est la seule qui se rencontre. Du reste, tous les auteurs s'accordent pour reconnaître qu'il n'y a pas de différences notables dans l'organe électrique entre les différentes espèces du genre torpille.

Je ne vous parlerai des autres poissons électriques que d'une manière tout à fait incidente, et seulement dans le but d'éclaircir quelques points discutés de la constitution ou de la structure de l'organe électrique de la torpille. En nous engageant ainsi dans le domaine de l'anatomie comparée, nous agrandirons celui de l'anatomie générale, et la nature de certaines parties nous sera plus facile à comprendre. Du reste, plusieurs auteurs qui se sont occupés de ce sujet ont procédé de la même manière, comme vous le verrez quand je vous présenterai l'historique de la question. Ces autres poissons électriques sont le gymnote, qui se rencontre dans l'Amérique du Sud, et le malapterurus, qui vit dans le Nil. Je dois y ajouter la raie, qui se trouve

en abondance sur nos côtes, et qui possède dans la queue un organe très-analogue à ceux des poissons que j'ai cités, organe que l'on appelle pour cette raison pseudo-électrique.

Comme je viens de vous le dire, je ne vous parlerai de ces poissons que par comparaison, et il ne sera vraiment question que de la torpille. Notre but en effet dans ces recherches n'est pas tant de connaître l'organe électrique que d'y trouver un type de terminaisons nerveuses qui nous permette d'aller plus avant dans l'étude des nerfs moteurs en général.

Voici dans ce bassin un grand échantillon du genre torpille; il mesure, comme vous voyez, environ cinquante centimètres de longueur. En voilà quelques autres beaucoup plus petits.

Je dois l'avantage de vous montrer ces torpilles en vie à l'obligeance, je dirai même à l'intelligence de M. Étienne Guillou, maître-pilote à Concarneau. Il est bon que vous observiez des torpilles en pleine activité et que vous puissiez juger par vous-mêmes des secousses électriques qu'elles produisent, mais ce n'est pas seulement dans ce but que je les ai fait venir. Elles me sont nécessaires pour continuer les recherches que j'ai déjà commencées, et pour essayer d'élucider, si cela est possible, quelques-uns des points actuellement en discussion parmi les histologistes; mes anciennes préparations et le matériel que j'ai rapporté de Concarneau ne suffisaient pas, en effet, pour faire une analyse aussi minutieuse.

Disons d'abord quelques mots de la grosse anatomie de l'organe électrique.

L'organe électrique a, comme vous le voyez, une forme semi-lunaire. Cette forme a frappé les anciens anatomistes; c'est ainsi que Redi, qui le premier a parlé des organes élec-

triques de la torpille, les appelle corps falciformes (*corpi falcati*).

Cet organe occupe tout l'espace compris entre la cage cartilagineuse des branchies et la nageoire latérale; sa face supérieure et sa face inférieure sont en rapport immédiat avec la peau, ou plutôt avec le tissu conjonctif qui la double.

Pour découvrir l'organe électrique, la torpille reposant sur sa face ventrale, on fait un pli à la peau de la région dorsale, et l'on incise ce pli avec un scalpel ou avec un rasoir;

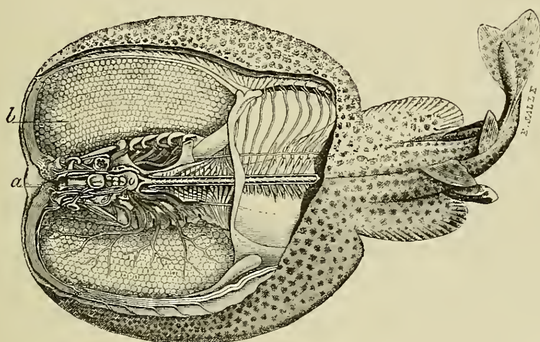


Fig. 1 — Torpille marbrée (dessin emprunté à Savi). — *a*, organe muqueux; *b*, organe électrique; *o*, lobes électriques du cerveau.

puis on agrandit cette première ouverture en se servant d'un scalpel qu'il faut avoir soin de choisir bien tranchant, parce que la peau et le tissu cellulaire de cet animal présentent une assez grande densité. On arrive ainsi à dénuder la face supérieure de l'organe, et à constater qu'il s'étend en effet, comme je viens de vous le dire, depuis la cage des branchies jusqu'à l'arc cartilagineux de la nageoire latérale.

La boîte crânienne cartilagineuse dans laquelle sont logés les centres nerveux est facile à couper avec un scalpel. Quand elle est ouverte, on aperçoit en arrière du cerveau, au niveau du bulbe, deux lobes assez considérables (*o*, fig. 1)

qui n'existent pas chez les autres poissons et qui sont les lobes électriques. De chacun d'eux naissent cinq nerfs, qui se distribuent à l'organe électrique correspondant.

Ces nerfs, dont les quatre antérieurs sont très-volumineux, traversent les cloisons des branchies et arrivent à l'organe électrique vers le milieu environ de son épaisseur, peut-être un peu plus près du ventre que du dos de l'animal. Laissons pour le moment de côté ces cinq paires de nerfs, et occupons-nous de la structure de l'organe lui-même.

Lorsque cet organe est mis à découvert en suivant le procédé que je viens d'indiquer, on aperçoit une série de figures polygonales à cinq ou six côtés (fig. 1, p. 89), limitées par des cloisons, et qui semblent contenir une substance particulière. Si l'on pratique une incision perpendiculaire à la surface, on reconnaît qu'en réalité ces figures correspondent à autant de prismes verticaux qui s'étendent depuis la face dorsale jusqu'à la face ventrale de l'animal, occupant ainsi toute son épaisseur. Ces prismes sont désignés sous le nom de prismes électriques. Leurs cloisons sont formées d'un tissu blanc, nacré, résistant ; leur contenu est translucide, d'un gris rosé et d'une consistance gélatineuse.

Sur une section parallèle à la surface, le contenu de chacun des prismes fait une saillie, de sorte que toute la surface de l'organe paraît constituée par autant de petits monticules en calotte de sphère. Savi profita de cette disposition pour faire les premières recherches sur la structure microscopique de l'organe électrique de la torpille. Ayant retranché avec des ciseaux courbes le sommet bombé d'un prisme, il l'agita dans l'eau et le vit se décomposer en lamelles très-minces. Il lui était facile dès lors d'en prendre une ou plusieurs pour les observer au microscope. A cette époque, on examinait tous les tissus dans l'eau, et, quand ils n'étaient pas assez transparents, on les comprimait vigou-

reusement entre la lame et la lamelle à l'aide d'un compresseur. Savi, ayant isolé, comme je viens de vous le dire, ce qu'il croyait être une lame électrique, la disposa sur son porte-objet compresseur. En l'examinant alors, il vit des nerfs qui s'y ramifiaient et s'y anastomosaient de manière à former un réseau à larges mailles polygonales. Ces mailles étaient irrégulières et possédaient cinq, six ou un plus grand nombre de côtés.

Dans son travail, qui a paru à la suite des recherches de Matteucci[1], Savi donne une figure du réseau qu'il a observé. Cette figure, que voici (elle est reproduite Pl. III, fig. 1), montre dans la plus grande partie de son étendue deux réseaux superposés; elle correspond dans cette partie à deux lames, ou, comme dit Savi, à deux diaphragmes consécutifs.

L'auteur n'indique pas le grossissement qu'il a employé pour faire cette observation, mais nous pouvons cependant le déterminer à peu près. En effet, il a représenté, à côté des nerfs, un vaisseau capillaire. Comme ces vaisseaux sont des objets d'une dimension fixe que nous connaissons, il nous suffit de mesurer le diamètre qu'il leur donne dans sa figure, pour nous rendre compte à peu près de celui des fibres nerveuses qu'il avait observées. Savi était persuadé que ces fibres forment un réseau. Voici comment il s'exprime à ce sujet : « J'ai eu l'occasion de répéter cette même observation que j'ai toujours trouvée exacte, de sorte que je n'ai plus aucun doute sur les mailles nerveuses dont j'ai parlé, et sur la dichotomie des fibres élémentaires nerveuses, à l'aide de laquelle les mailles sont formées par la ramification successive, et par une espèce de soudure d'une seule fibre élémentaire » (*loc. citat.*, p. 521).

[1] Paul Savi. *Études anatomiques sur le système nerveux et sur l'organe électrique de la torpille*, publié à la suite du *Traité des phénomènes électro-physiologiques des animaux*, par Matteucci. — Paris, 1844.

Vous voyez que Savi était absolument convaincu qu'il avait trouvé la véritable terminaison des nerfs. Il vous suffira d'observer une seule fois une bonne préparation pour juger vous-mêmes qu'il s'est trompé sur ce point. Néanmoins nous lui devons deux découvertes importantes sur l'organe électrique. La première, c'est que les prismes sont constitués par des lames superposées comme les feuillets d'un livre; la seconde, c'est que les nerfs s'y divisent dichotomiquement.

Ces découvertes ont été le point de départ de recherches nombreuses, car elles étaient intéressantes, non-seulement au point de vue de l'organe électrique de la torpille, mais encore pour la connaissance des terminaisons nerveuses dans d'autres organes.

Aussi allons-nous voir l'organe électrique exercer la sagacité et même la rivalité des histologistes les plus habiles et les plus distingués depuis 1840 jusqu'à nos jours : Valentin, Pacini, R. Wagner, Remak, Kölliker, Henri Müller, Ecker, Max Schultze. Dans ces dernières années, Boll, Ciaccio et moi nous l'avons beaucoup étudié; nous sommes encore en discussion sur un certain nombre de points, et nous nous occupons activement à nous mettre d'accord.

Pourquoi cet organe a-t-il ainsi excité le zèle, je dirai même la passion des histologistes? C'est que, les lames dans lesquelles les nerfs se ramifient étant très-minces et facilement isolables au moyen de méthodes simples, il est possible de les examiner avec les plus forts grossissements, et que par suite on a espéré y reconnaître la terminaison des nerfs. De plus, comme on supposait que ces terminaisons sont à peu près semblables dans tous les organes, on comptait trouver, dans l'organe électrique, la clef des terminaisons nerveuses en général. C'est aussi la raison pour laquelle

j'ai commencé par l'organe électrique de la torpille l'étude que je me propose de faire sur les terminaisons motrices des nerfs.

Avant d'entreprendre cette étude, je dois vous exposer l'historique de la question.

Comme je vous l'ai dit, Savi croyait avoir observé, dans les lames électriques, une terminaison des nerfs en forme de réseau, et il n'avait aucun doute que ce fût la vraie.

En 1847, Rodolphe Wagner[1], en examinant les lames électriques à l'état frais, et probablement avec des objectifs un peu meilleurs que ceux de ses prédécesseurs, vit les nerfs se terminer par des ramifications libres; au delà des derniers rameaux qu'il pouvait suivre, il ne distinguait dans la lame qu'une substance granuleuse. J'ai disposé sous un de ces microscopes une préparation que vous examinerez à un grossissement de cinquante à soixante diamètres, et qui vous représente à peu près ce qu'a dû observer Wagner. Il a certainement pratiqué l'examen avec des grossissements plus forts, mais cette différence est compensée par la netteté de la préparation que je vous soumets. Vous y verrez les nerfs se terminer en apparence librement par des rameaux extrêmement fins. (La figure de Wagner est reproduite Pl. III, fig. 2).

Wagner a donné en outre sur la texture de l'organe électrique des détails assez curieux, que je dois vous signaler ici. Il admet avec Savi que les prismes sont constitués par des lames superposées; mais, en les examinant à l'état frais, il a cru leur reconnaître un agencement très-compliqué. Pour cet auteur, chaque prisme est partagé transversalement

[1] R. Wagner, *Ueber den feineren Bau des elektrischen Organs im Zitterrochen.* — Göttingen, 1847.

en une série de cases ou de petites boîtes dont chacune, possédant un contenu liquide, est limitée par deux septa ou cloisons, l'une supérieure, l'autre inférieure. Chaque septum est lui-même formé de deux feuillets entre lesquels pénètrent les nerfs, qui se ramifient à la face inférieure du feuillet supérieur, et à la face supérieure du feuillet inférieur. Il y a donc successivement dans la hauteur du prisme : un septum composé de deux feuillets entre lesquels pénètre un nerf, un espace rempli de liquide, puis un nouveau septum.

En 1852, Pacini[1], qui reprit cette question, démontra que la complication de l'organe électrique de la torpille n'est pas aussi grande que Wagner l'avait dit. Il établit qu'il n'y a dans les prismes qu'une seule espèce de lames, que toutes ces lames reçoivent les nerfs par leur face inférieure ou ventrale, et que leur surface dorsale est toujours libre.

En 1856, Remak[2], qui probablement ne connaissait pas le travail de Pacini, a reconnu également que les lames présentent toutes une surface lisse ou dorsale et une surface rugueuse ou ventrale. C'est à cette dernière qu'arrivent les nerfs et c'est sur elle qu'ils se ramifient. Mais voici le point le plus important de son travail. Examinant avec de meilleurs objectifs, soit des objets frais, soit des préparations faites après conservation dans le bichlorure de mercure à 2 pour 1000 ou dans l'acide chromique également à 2 pour 1000, il put se convaincre que la terminaison des nerfs ne se fait pas par les extrémités qu'avait indiquées Rodolphe Wagner, mais que ces nerfs se prolongent bien au delà, continuent à se ramifier et se terminent par des extrémités libres en forme de pilons.

[1] Pacini. *Struttura intima dell' organo electrico del Gimnoto*. Bologna, 1852.
[2] Remak. *Ueber die Enden der Nerven im electrischen Organ der Zitterrochen*. Müller's Archiv, 1856, p. 467.

Voici comment il s'exprime à ce sujet : « On se demandera maintenant comment se terminent les extrémités effilées de ces fibres (les fibres nerveuses). Il faut remarquer en premier lieu que, à mesure que les petits ronds irréguliers qui correspondent aux intervalles entre les fibres deviennent plus nets (en élevant l'objectif), l'aspect granuleux que présente d'ordinaire la lame disparaît peu à peu. C'est ainsi que l'on arrive, déjà par des vues de face, à l'opinion que l'aspect granuleux est produit par des courbures en forme de genou des fibres terminales, qui vont dès lors perpendiculairement vers la membrane vitrée. Cette interprétation se confirme lorsque l'on plie une lame pour l'examiner ; le pli semble alors montrer de petits cylindres très-fins qui traversent l'épaisseur de la lame jusqu'à la membrane vitrée. Il est vrai qu'il pourrait se produire ici une illusion, en ce sens que de petites fibres parallèles à la surface, vues dans une certaine direction, produiraient un aspect analogue. Mais cette disposition de petits bâtonnets en forme de palissades dans l'épaisseur de la lame est trop nette et trop constante pour permettre de croire à une illusion pareille[1]. »

En second lieu, Remak a reconnu que les lames sont sé-

[1] « Es fragt sich nunmehr, wie die feinen Spitzen dieser Fäserchen enden. Zunächst ist zu beachten, dass in dem Maasse, als die kleinen eckigen Ringe, welche den Zwischenraümen zwischen den Endfästchen entsprechen deutlicher hervortreten, auch der Anschein von « Körnchen, » welche man sonst zu sehen glaubt, verschwindet. So gelangt man schon durch die Flächenansicht zu der Vermuthung, dass das Ansehen von Körnchen entstehe durch knieförmige Umbeugungen der Endfäserchen, welche in senkrechter Richtung der glashellen Membran zustreben. Diese Deutung gewinnt an Boden, sobald man ein Blättchen faltet : alsdann bekommt die Falte den Anschein, als wenn feine Cylinderchen die Dicke des Blättchens bis zur glashellen Membran hie durchsetzten. Hier ist zwar leicht eine Taüschung möglich, insofern die in Fläche laufenden Fäserchen bei einer gewissen Richtung der Falte ein ähnliches Ansehen bedingen werden. Allein es scheint die palissadenähnliche Stellung feiner Stäbchen nach der Dicke des Blättchens zu deutlich und zu beständig, um eine solche Taüschung zuzulassen. » (*Loc. citat.*, p. 470.)

parées, non pas par une substance liquide, mais par un tissu gélatineux, dans lequel il existe constamment des cellules possédant un noyau à leur centre et donnant naissance à des prolongements extrêmement fins.

A ce propos, il fait même une remarque dont les histologistes seuls peuvent comprendre la malice. Il dit à peu près ceci : « On pourrait croire que ces fins prolongements se continuent avec les nerfs ; mais il faut se garder de commettre ici l'erreur dans laquelle est tombé un histologiste bien connu à propos de la queue des têtards. » Remak ne nomme pas cet histologiste ; mais il s'agit évidemment de Kölliker, qui avait, quelques années auparavant, étudié le développement des vaisseaux sanguins et lymphatiques précisément dans la queue des têtards, et qui avait admis que ces vaisseaux se développent aux dépens des cellules ramifiées du tissu conjonctif. Je ne vois pas un autre histologiste à qui ces paroles puissent s'adresser.

En résumé, les faits intéressants que nous trouvons dans le travail de Remak sont les suivants : il a constaté, comme Pacini, que les lames électriques sont toutes semblables ; qu'elles possèdent une face dorsale lisse et une face ventrale rugueuse, et que les nerfs arrivent toujours à la face ventrale de la lame. Il a reconnu l'existence d'un tissu muqueux entre les lames. Il a suivi les nerfs bien au delà des terminaisons indiquées par Wagner. Enfin, il a observé ce fait, plus ou moins bien interprété, de l'existence de bâtonnets formant une sorte de palissade sur la coupe optique de la lame électrique repliée.

J'arrive au travail de Kölliker[1], publié en 1858 dans les Comptes rendus de la Société physico-médicale de Würz-

[1] Kölliker. *Ueber die Endigungen der Nerven im electrischen Organ der Zitterrochen*. Verhandl. der physikalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg, t. VIII, 1858, p. 2.

burg. Sa description est en général conforme à celle de Remak. Il n'a étudié les lames électriques qu'à l'état frais; il reproche à Remak de s'être servi de réactifs, et dit que par là même ses observations sont entachées d'erreur. Du fait qu'il s'est écoulé trois ans entre les observations premières de Remak et la publication de son travail, il induit que ses observations n'ont été faites que sur des tissus conservés depuis trois ans, et par conséquent, ajoute-t-il, assez détériorés. On entrevoit dans toute cette critique un certain ressentiment, qui se comprend si l'on se reporte à la phrase où Remak, sans le nommer, avait relevé son erreur à propos de la queue des têtards.

D'après Kölliker, les lames électriques sont formées de deux parties : l'une ventrale, l'autre dorsale. La partie ventrale est constituée par les dernières ramifications nerveuses; celles-ci se continuent bien au delà des extrémités indiquées par Wagner, et finissent par former un réseau complet à mailles polygonales, réseau que nous pourrions comparer, en petit, à celui décrit autrefois par Savi. Remak se serait donc trompé, en admettant des terminaisons en forme de pilons; par suite de la macération prolongée qu'il aurait laissé subir à l'organe électrique, certaines branches du réseau nerveux auraient été cassées, et il aurait pris leurs extrémités pour des terminaisons libres. En réalité, suivant Kölliker, il n'existe pas de terminaisons libres, mais un réseau à mailles fermées, de dimensions à peu près égales.

Kölliker a publié un dessin, ce que Remak n'avait pas fait. Vous pourrez facilement vous rendre compte, en examinant cette figure (elle est reproduite Pl. III, fig. 5), de l'opinion qu'avait cet auteur relativement aux terminaisons nerveuses dans l'organe électrique.

Au-dessus de la partie ventrale de la lame, constituée es-

sentiellement par le réseau nerveux terminal, il existe une partie dorsale formée par du tissu conjonctif.

En résumé : les lames, séparées par du tissu muqueux, sont composées d'une couche supérieure de tissu conjonctif et d'une couche inférieure constituée par le réseau nerveux terminal.

Kölliker ajoute :

« Je suis convaincu que le fin réseau terminal que j'ai découvert représente la véritable et dernière terminaison des nerfs. » (*Loc. citat.*, p. 10.) C'est la même affirmation que celle de Savi ; mais, comme vous le voyez, elle est encore plus accentuée.

En 1859, Max Schultze[1] a publié sur les poissons électriques une série de monographies ; l'une d'elles traite de l'organe électrique de la torpille.

Schultze soutient avec Remak que les lames présentent une face supérieure lisse et une face inférieure rugueuse ; il reconnaît comme cet auteur qu'entre les lames il existe un tissu conjonctif muqueux, dans lequel sont logés les vaisseaux et les nerfs ; mais il s'éloigne de lui en admettant, avec Kölliker, un réseau terminal fermé, constitué par de petites mailles polygonales. Il ajoute que, ce réseau étant très-difficile à voir à cause de son extrême petitesse, il ne le représente pas dans son dessin tel qu'il l'a vu, mais grossi trois fois encore, de manière que le grossissement total soit de 1500 diamètres. Il fait au dessin de Kölliker le reproche que les nerfs y sont figurés d'une façon trop raide et paraissent être dans le même plan que le réseau. Schultze évite ces deux défauts. Son dessin (voyez-en la reproduction Pl. III, fig. 4 A) figure un réseau admirablement régulier, et, si ce n'était que les mailles en sont quadrangulaires au

[1] M. Schultze. *Zur Kenntniss der electrischen Organe der Fische.* — 2te *Abtheilung. Torpedo.* — Halle, 1859.

lieu de pentagonales, on croirait avoir devant les yeux une image de la section transversale des prismes de l'organe électrique.

Sous ces différents rapports, Schultze ne fait que confirmer les résultats obtenus par ses devanciers; mais, comme il s'est livré à une étude complète de tous les poissons électriques, il a reconnu les analogies qui existent entre les différents organes électriques et s'est formé ainsi une idée beaucoup plus exacte de la nature et de la signification des diverses parties de ces organes. C'est ainsi qu'il soulève une discussion intéressante à propos de la portion dorsale de la lame électrique, celle à la face inférieure de laquelle s'épanouit le réseau nerveux. Il soutient que cette portion n'est pas de nature conjonctive, comme l'avait avancé Kölliker; et, pour le démontrer, il en fait une analyse chimique, ou, pour parler plus exactement, il essaye sur elle différents réactifs. Il constate d'abord que l'eau bouillante, au lieu de dissoudre cette lame, la coagule; qu'elle résiste aux acides et aux solutions de potasse à froid; et que, pour la détruire, il faut employer la potasse à chaud.

Il ajoute à cela une autre preuve : d'après Kölliker, cette partie supérieure de la lame, ce que Remak appelait la lame vitrée, serait formée par un prolongement des cloisons conjonctives des prismes. Or, Schultze a reconnu que, sous l'influence des acides et de la potasse à froid, le tissu conjonctif de ces cloisons se dissout, tandis que les lames résistent. Ce fait suffit à établir que ces lames ne sont pas des expansions transversales des cloisons.

Mais quelle est alors la signification morphologique de cette lame dorsale ou vitrée? En la comparant avec les parties analogues des organes électriques des autres poissons, Schultze est arrivé à la conviction qu'elle est d'une nature toute spéciale, et qu'il convient dès lors de la

désigner sous le nom de lame ou de plaque électrique.

Pour mieux vous faire saisir cette conception de Schultze, j'ai disposé sous ces microscopes des coupes de l'organe électrique du gymnote et de l'organe pseudo-électrique de la raie, en même temps que de l'organe électrique de la torpille. Vous pourrez remarquer que, chez le gymnote, la partie qui correspond à la lame vitrée de la torpille est beaucoup plus épaisse. Dans l'organe pseudo-électrique de la raie, cette partie atteint une dimension encore beaucoup plus considérable, et paraît un vrai gâteau. C'est l'analogie de ces parties avec la lame vitrée qui a empêché M. Schultze d'admettre *a priori* la nature conjonctive de cette dernière et lui a fait penser qu'elle était spécialement électrique. Quant à la relation de la partie nerveuse avec la partie électrique, Schultze est assez embarrassé pour formuler une opinion; il dit que les deux parties ne peuvent être séparées l'une de l'autre. Je reviendrai dans le courant de cette étude sur sa manière de voir, quand je vous aurai donné d'autres détails, qui sont indispensables pour la comprendre.

VINGT-SEPTIÈME LEÇON

(15 MARS 1877)

Terminaison des nerfs dans l'organe électrique de la torpille.

Historique. — Deuxième période, depuis 1873 jusqu'à l'époque actuelle. — Premier travail de Boll. — Il admet le réseau terminal de Kölliker, il signale la ponctuation. — Ciaccio : Il nie l'existence du réseau, et admet des terminaisons en partie libres et en partie anastomosées. — Conférence avec Ciaccio et Boll, en 1876, à Viareggio. Accord sur la non-existence du réseau. La discussion n'est pas terminée en ce qui regarde les anastomoses. — Second travail de Boll. — Il nie absolument l'existence d'anastomoses.

Structure des lames de l'organe électrique. — L'observation des tissus frais doit être précédée de leur étude à l'aide des réactifs.

Étude des lames de l'organe électrique au moyen de l'acide osmique : Modes de préparation. — L'immersion simple dans le réactif ne suffit pas, à cause des plis et des déformations qui se produisent dans les lames avant qu'elles soient fixées. — Injection d'acide osmique dans l'intérieur des prismes, tandis qu'ils sont en place, pour fixer les lamelles en extension. — Nécessité d'un long séjour subséquent dans l'acide osmique pour colorer les cylindres-axes. — Précautions pour la dissociation. — Avantages de ce procédé pour distinguer la face dorsale et la face ventrale des lames.

Description générale d'une lame de l'organe électrique.

Messieurs,

Je dois continuer avec vous l'histoire des progrès qui ont été réalisés dans la connaissance de l'organe électrique de la torpille. J'ai divisé cet historique en deux parties : la première, que j'ai exposée dans la dernière leçon, s'étend depuis Savi jusqu'à Max Schultze; la seconde, que nous pourrions appeler la période actuelle, va depuis le premier travail de Boll jusqu'à maintenant.

Permettez-moi de revenir en quelques mots sur l'historique de la période ancienne, pour mieux faire ressortir les phases par lesquelles a passé la question qui nous occupe.

Savi, comme nous l'avons vu, a découvert l'existence des lames et la distribution des nerfs dans les lames; mais il s'est trompé en soutenant que les nerfs s'anastomosent en un réseau à larges mailles. Rodolphe Wagner a reconnu cette erreur de Savi et a observé que les nerfs ne se terminent pas en réseau, mais par des extrémités libres. Pacini a donné une description exacte des lames et de leur disposition réciproque; son observation reste entière aujourd'hui. Remak a reconnu que la ramification des nerfs se continue bien plus loin que ne l'avait dit Wagner; il a signalé la terminaison en pilons, et indiqué la disposition en palissade dont je vous ai parlé. Kölliker a nié l'existence des extrémités libres et des palissades, et admis la terminaison par un réseau fermé. Max Schultze, en s'appuyant sur l'anatomie comparée, a mieux apprécié la valeur et la signification des différentes parties, mais il s'est trompé en n'admettant pas dans la lame électrique deux couches séparables, et en niant la terminaison en pilons et en palissades.

Le réseau terminal de Kölliker, dont l'existence était confirmée par Max Schultze, était dès lors admis sans conteste, et, en Allemagne, avec le respect du maître qui caractérise ce pays, il n'y avait absolument pas à y toucher. C'est ce qui explique comment F. Boll[1], un élève de Max Schultze (aujourd'hui professeur à Rome) qui se remit à travailler cette question en 1873, bien qu'il eût employé dans ses recherches un réactif excellent que ses devanciers et Max Schultze lui-même n'avaient pas appliqué à cet organe, l'acide osmique, et qu'il eût dû par consé-

[1] F. Boll. *Die Structur der electrischen Platten von Torpedo.* Archiv für micr. Anat., X, 1873, p. 101.

quent faire de meilleures observations, continua d'admettre l'existence d'un réseau terminal. Il s'éloigna cependant de Schultze en reconnaissant, avec Kölliker, la possibilité de séparer la lamelle nerveuse de la lamelle sus-jacente. En second lieu, il découvrit sur le réseau terminal une série de points très-fins disposés régulièrement, qui s'aperçoivent nettement, dit-il, lorqu'on observe une lame ayant sa face ventrale tournée du côté de l'observateur, et que, après avoir mis au point pour le réseau, on pénètre plus profondément en abaissant un peu l'objectif. Examinant ensuite une lame repliée qui lui présentait sa coupe optique, Boll y distingua des bâtonnets qui, partant du réseau nerveux, s'enfonçaient dans la lame vitrée jusqu'au sixième environ de son épaisseur.

Ces bâtonnets correspondent, comme Boll le fait remarquer lui-même, à ce que Remak avait appelé les palissades. C'est pour cela que, dans une communication antérieure, dans laquelle j'étais forcé de me restreindre beaucoup, faute de place, j'avais dit seulement en parlant de cette ponctuation que c'était une disposition observée par Remak et par Boll. Maintenant que je suis à mon aise quant à l'espace, je tiens à signaler le progrès réalisé par Boll; en effet, l'interprétation qu'il donne est différente de celle de Remak. Ce dernier croyait que les bâtonnets de ses palissades étaient formés par les dernières extrémités des nerfs repliées en forme de genou, tandis que Boll pense qu'il s'agit de fils fins partant de la face inférieure du réseau. Du reste, c'est probablement une erreur qui l'a conduit à cette interprétation nouvelle; comme il était convaincu de l'existence d'un réseau fermé, il ne pouvait pas admettre que les petits bâtonnets fussent les extrémités des derniers rameaux nerveux.

A la fin de son mémoire, Boll raconte qu'étant entré en

correspondance avec Max Schultze au sujet de la ponctuation qu'il venait d'observer dans les lames électriques, celui-ci lui avait fait remarquer qu'il avait bien pu prendre pour des filaments des simples granulations ; il ajoute que, tout bien considéré, cette observation est si difficile, si incertaine qu'il croit convenable, sinon de se ranger à l'opinion de Schultze, au moins de faire des réserves considérables au sujet de l'interprétation qu'il vient de donner de la ponctuation.

La question en était là, lorsque, en 1875, Ciaccio et moi nous la reprîmes chacun de notre côté : Ciaccio à Viareggio, près Pise, et moi à Concarneau, sur les côtes de Bretagne. Il a publié avant moi le résultat de ses recherches, il a donc la priorité ; du reste, nous différons, comme vous allez le voir, sur un certain nombre de points. Le travail de Ciaccio a paru dans le *Spallanzani*, n° X, 1875 ; il est daté du mois d'août. Ma note à l'Académie des sciences est du mois de décembre 1875.

Je vais vous parler d'abord des observations de Ciaccio. Cet histologiste commence par mettre en doute l'existence du réseau de Kölliker qu'il avait admis antérieurement. Il rend compte ensuite de ses expériences ; il a traité les lames électriques par un grand nombre de réactifs : le liquide de Müller, le mélange de Moleschott (alcool et acide acétique), l'acide chlorhydrique, l'acide osmique, l'acide picrique, le chlorure de sodium, le nitrate d'argent, le chlorure d'or, le chlorure de palladium, le bichromate d'ammoniaque, le permanganate de potasse. D'après lui, la lame électrique se dédouble en deux parties : l'une supérieure, la lame vitrée de Remak, lame conjonctive de Kölliker, qu'il désigne sous le nom de lame vasculaire, et qu'il croit être une membrane de tissu conjonctif en rapport direct avec les vaisseaux ; l'autre inférieure, la lame nerveuse, constituée essentiellement par

les ramifications des cylindres-axes nus. Ces cylindres-axes ramifiés formeraient une « merveilleuse intrication rétiforme », et leurs extrémités tantôt s'anastomoseraient, tantôt se termineraient librement. Comme vous le voyez, l'opinion de Ciaccio est pour ainsi dire une opinion de conciliation. Il confirme, en outre, l'existence de la ponctuation de Boll.

Dans la note que j'ai communiquée à l'Académie des sciences, je dis que « le réseau décrit et figuré par Kölliker, par Max Schultze et par Boll n'existe pas. » Aujourd'hui encore, comme vous le verrez par la suite, je persiste dans mon opinion. Sous ces microscopes, j'ai disposé deux des préparations que j'ai faites à cette époque. Voici comment elles ont été obtenues : après avoir dénudé l'organe, j'ai passé à plusieurs reprises sur sa surface un crayon ou un cristal de nitrate d'argent. Cette manière de procéder est la plus ancienne, c'est celle qu'a suivie Coccius, lorsqu'il a, pour la première fois, appliqué le nitrate d'argent à l'étude des tissus. On obtient par ce moyen (je passe ici sur les détails de préparation, sur lesquels j'aurai l'occasion de revenir) une image que l'on peut appeler négative, où les nerfs sont ménagés en blanc sur un fond brun. Vous pourrez remarquer qu'il s'y montre un grand nombre de terminaisons libres en bouton.

Comme je savais que le nitrate d'argent est un réactif infidèle, j'ai cherché à obtenir une épreuve positive pour contrôler la précédente. L'acide osmique ne donnant pas une coloration suffisante pour permettre de bien distinguer les parties délicates dont il s'agit, j'ai eu l'idée de rendre cette couleur plus foncée par un traitement subséquent au chlorure d'or. Ce procédé, qui ressemble à celui qu'emploient les photographes pour virer leurs épreuves, m'a bien réussi ; l'or se fixe en effet sur l'osmium. Je vous indiquerai plus

tard les conditions dans lesquelles il faut se placer pour obtenir de bonnes préparations. Sur celle que je vous montre, vous reconnaîtrez un dessin positif analogue au dessin négatif donné par l'argent, et présentant également des terminaisons libres en bouton.

Nous en étions là, lorsque, dans l'automne de l'année dernière, je me suis rendu à Viareggio pour y rencontrer Boll et Ciaccio. J'y suis resté quelques semaines. Nous avons fait de nouvelles préparations; nous nous les sommes montrées les uns aux autres, nous avons discuté les questions en suspens et nous avons fini par nous entendre sur un point : la terminaison par boutons et par bourgeons. Mais nous n'avons pas pu déterminer si néanmoins il n'existerait pas des branches anastomotiques, ce qui laisserait à la terminaison nerveuse quelque chose du caractère, sinon d'un réseau, du moins d'un plexus. Sur cette question, la discussion est restée pendante.

Depuis lors, Boll a pris carrément parti. Avant notre entrevue, il avait commencé un mémoire, dont il avait déjà fait graver les planches et qu'il m'avait communiqué avant mon voyage en Italie. Il a publié récemment ce travail en italien[1]; non-seulement il y confirme tout ce que j'avais dit à l'Académie des sciences, mais il va même plus loin. En effet, à l'époque où je faisais mes recherches, je ne connaissais pas le travail de Ciaccio, et je n'avais pas cherché à constater s'il existe ou non quelques anastomoses; je n'avais insisté que sur la présence de terminaisons libres.

Boll, ayant appliqué le nitrate d'argent et le chlorure d'or à l'étude de l'organe électrique, a réussi à observer des images négatives et des images positives; il a même fait agir ces deux réactifs à la fois, et il a obtenu des pré-

[1] F. Boll. *Nuove ricerche sulla struttura delle piastrine electriche della Torpedine*. Roma, 1876.

parations où une partie présentait l'image positive et l'autre la négative. Comparant alors ces images, et partant de ce fait que l'imprégnation à l'argent est infidèle, parce qu'elle peut être plus ou moins complète, il en conclut qu'on ne doit se fier qu'à celles des épreuves négatives qui ressemblent le plus aux épreuves positives. En effet, si, dans les préparations à l'argent, on arrive à reconnaître des anastomoses, ou plutôt des mailles complètes, sous la forme d'îlots bruns, on rencontre aussi des îlots incolores complétement isolés. Ces dernières images prouvent manifestement que certaines branches nerveuses ont été atteintes et colorées par l'argent. Dès lors les îlots bruns, pas plus que les arborisations incolores terminées par des boutons, ne sauraient avoir une valeur absolue.

Dans les préparations à l'or, au contraire, Boll observe constamment la terminaison en bourgeon ou en bouton; il en conclut que les préparations à l'argent qui représentent la disposition analogue sont les plus fidèles, et il finit par admettre que les terminaisons nerveuses se font toujours en bouton et qu'il n'y a jamais d'anastomoses. Boll se met ainsi en contradiction avec Kölliker, avec Max Schultze et avec lui-même. Si je dis cela, ce n'est pas pour lui en faire un reproche. Bien au contraire, je trouve parfaitement honorable de changer d'opinion très-franchement lorsque l'on reconnaît s'être trompé, et je vois avec plaisir qu'aujourd'hui on convient de ses erreurs plus facilement qu'autrefois.

Du reste, dans la science, les erreurs ne seraient vraiment nuisibles que si tous les observateurs se trompaient en même temps. Mais, dès qu'un histologiste a commis une erreur, vingt ou trente de ses confrères, heureux de voir qu'il l'a commise, ne manquent pas de la signaler, et elle est ainsi redressée immédiatement. J'ajouterai même que les erreurs, quand elles sont le fait d'observa-

teurs habiles et intelligents, peuvent devenir très-fructueuses.

Je crois vous avoir indiqué l'état de la science sur les terminaisons nerveuses dans les lames électriques, quand bien même je ne vous ai pas parlé d'une note de M. Rouget, de Montpellier. Cette note ne contient, en effet, rien de nouveau ; l'auteur y dit simplement qu'il avait, lui aussi, appliqué le nitrate d'argent et le chlorure d'or à l'étude des lames électriques, mais qu'il n'avait pas trouvé les résultats obtenus assez intéressants pour être publiés.

Dans cet exposé historique, je me suis proposé surtout de vous expliquer les phases par lesquelles a passé la question qui nous occupe. Ces phases diverses, dans un sujet aussi nettement limité, nous donnent une image assez exacte des progrès qu'a accomplis l'histologie en général depuis 1840 jusqu'à 1877.

Je dois maintenant faire avec vous l'analyse histologique des lames électriques, en vous indiquant les procédés à l'aide desquels vous pourrez vérifier les faits dont je vous entretiendrai. Puis nous aurons à examiner les rapports des lames entre elles et avec l'enveloppe des prismes, la constitution des cloisons qui se trouvent entre ces prismes, enfin la distribution des vaisseaux et des gros nerfs. Je terminerai par quelques considérations physiologiques, qui sont dans un rapport étroit avec l'anatomie générale.

Occupons-nous en premier lieu de la structure des lames électriques.

On pourrait penser qu'il est bon d'observer tout d'abord ces lames à l'état vivant sans addition d'aucun réactif. Il n'en est pas ainsi : on peut même dire qu'en général, pour faire une bonne observation sur des tissus frais, il faut aupara-

vant les avoir examinés après l'action des réactifs qui en rendent les éléments plus distincts. C'est seulement lorsque l'œil est habitué, lorsque l'esprit est dirigé, qu'il est possible de reconnaître tous les détails d'un tissu vivant, car ils y sont d'habitude peu marqués, et il est nécessaire de se préparer à ces recherches par une série d'expériences antérieures.

Le premier réactif qu'il convient d'employer est l'acide osmique. On l'applique de plusieurs façons : Premièrement, sur une coupe fraîche parallèle à la surface de l'organe, on enlève à l'aide des ciseaux le monticule qui termine un prisme, et on le plonge dans quelques centimètres cubes d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100 ou à 2 pour 100. Deuxièmement, on retranche avec un scalpel un petit fragment cubique de l'organe, et on le plonge dans quatre à cinq centimètres cubes d'une solution d'acide osmique au même degré.

Au bout de vingt-quatre ou de quarante-huit heures, les lames électriques seront fixées et noircies. Mais il faut remarquer qu'elles seront fixées dans la forme qu'elles avaient au moment où elles ont été plongées dans le réactif. Si l'on a suivi le premier procédé, les lames auront été déjetées, repliées ou plissées par l'action des ciseaux, et garderont toutes ces formes anormales dans les préparations que l'on en fera. Elles ne seront guère meilleures quand elles auront été exécutées suivant le second procédé. Les histologistes qui ont fait usage de l'un ou de l'autre n'ont obtenu, comme j'ai eu l'occasion de m'en assurer, que de très-petits lambeaux de lames assez nettement distincts pour en faire une bonne étude, et il en est résulté qu'ils ont commis des erreurs.

Pour éviter ces inconvénients, il faut avoir recours à une autre méthode. Prenant une seringue hypodermique chargée

d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100 et munie d'une canule en or, on enfonce cette dernière à peu près horizontalement à travers un premier prisme, et assez profondément pour que sa pointe arrive dans un second ou un troisième prisme, à peu de distance de la surface, où on l'aperçoit par transparence; on pousse alors le piston de la seringue, et on emplit d'acide osmique la partie supérieure du prisme. Il résulte de cette façon de procéder que les lames sont très-exactement tendues au moment où l'acide osmique les atteint; dès lors elles sont fixées dans cette forme. Après avoir attendu une minute ou deux, on retranche avec le scalpel un fragment de l'organe comprenant les prismes injectés, ou bien l'on enlève avec des ciseaux le sommet des calottes hémisphériques des prismes devenus jaunâtres, et on plonge les portions ainsi recueillies dans un petit flacon rempli de la solution d'acide osmique, non plus pour fixer les éléments, mais pour colorer les fibres nerveuses dans leurs dernières terminaisons.

Mais, direz-vous, ces dernières terminaisons sont des cylindres-axes nus, et, comme l'acide osmique ne colore que la myéline, à quoi peut-il servir dans cette circonstance? Je vous rappellerai à ce propos une observation que je vous ai déjà signalée (t. I, p. 124), et que j'ai faite il y a plusieurs années: c'est que les cylindres-axes des raies et des torpilles se colorent en noir par l'acide osmique. Il n'est donc pas étonnant qu'ils noircissent également dans les lames électriques; mais, comme ils sont très-grêles, et de plus très-aplatis, il est nécessaire que l'action du réactif soit intense et prolongée pour les rendre suffisamment nets. C'est dans ce but que, après avoir fixé les lames par l'injection interstitielle, je les plonge encore dans l'acide osmique. Il est même bon, lorsque, vingt-quatre heures après, le liquide a pris une coloration noirâtre, d'en retirer le fragment d'organe

électrique, et de le placer dans une nouvelle quantité de la solution jusqu'à ce qu'il soit devenu absolument noir comme du charbon, tel qu'est le fragment que je vous présente ici.

Cela fait, si l'on opère sur un fragment cubique de l'organe, on coupe avec des ciseaux le sommet d'un monticule et on le place dans une soucoupe remplie d'eau. Ce fragment ne comprenant que la partie centrale des lames, celles-ci se sépareront facilement les unes des autres. Elles ne sont, en effet, maintenues solidement ensemble que sur les côtés, là où elles s'attachent aux cloisons des prismes; dans le reste de leur surface, elles sont indépendantes les unes des autres. Aussi suffira-t-il de les agiter dans l'eau pour les voir s'écarter les unes des autres. Cependant elles ne se séparent pas complétement, parce que le tissu muqueux qui leur est interposé les maintient plus ou moins réunies. Lorsqu'on les dissocie, ce tissu reste adhérent à la face ventrale des lames, parce que les nerfs, se distribuant précisément sur cette face ventrale, le retiennent avec eux. Aussi la séparation des lames se fait-elle toujours au niveau de leur face dorsale.

Pour pratiquer la dissociation, il faut mettre le fragment dans un vase à fond blanc, et agir avec les aiguilles de manière à isoler les lames une à une. On y réussit assez facilement, quand on y met de la patience et de la douceur. Vous êtes surpris de m'entendre employer cette expression ; mais elle convient tout spécialement, car, si l'on procède avec quelque brusquerie, ces lames si délicates se pelotonnent, s'enroulent autour des aiguilles, et il n'est plus possible d'en obtenir une bonne préparation.

Par suite de la manière dont la section a été pratiquée sur le prisme, ces lames ont des diamètres inégaux, l'inférieure étant la plus petite ; elles sont toutes convexes-concaves à la

manière de la cornée. Nous allons utiliser cette disposition pour nous orienter et pour reconnaître quelle est la face dorsale et quelle est la face ventrale d'une lame en particulier. Il est clair en effet, d'après ce que nous avons dit, que la

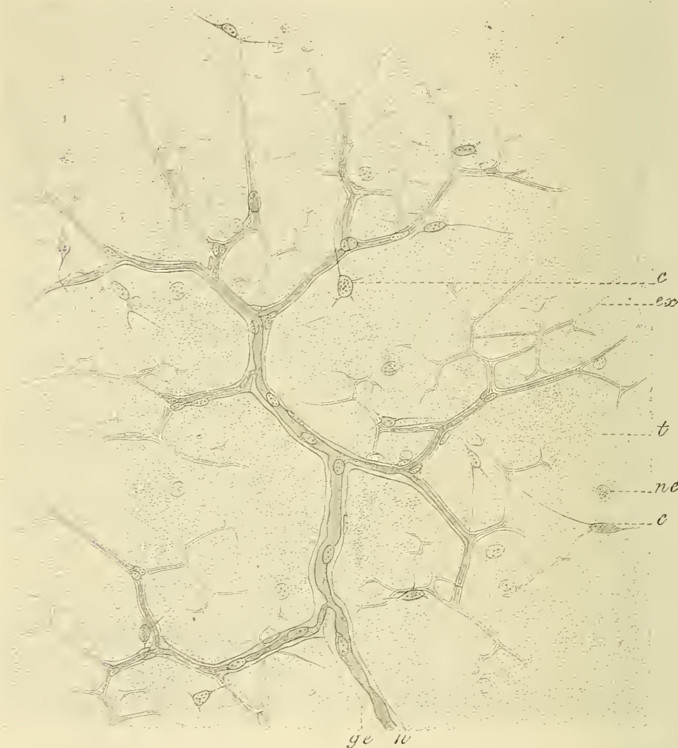


Fig. 2. — Lame de l'organe électrique de la torpille, se présentant par sa face ventrale Préparation faite par dissociation après injection interstitielle d'une solution d'acide osmique à 2 pour 100; — *n*, nerf; *ge*, gaîne secondaire ; *ex*, ramification en bois de cerf de Wagner ; *c*. cellules connectives du tissu muqueux ; *t*, granulé correspondant à l'arborisation terminale ; *ne*, noyaux de la lamelle intermédiaire.

face convexe est la face dorsale, et la face concave la ventrale. Nous ne pouvons pas nous y tromper, comme redoute de le faire Remak, qui dit expressément : « La face ru-

gueuse est la ventrale, si je ne me trompe. » Il est vrai qu'il est nécessaire, pour avoir cette certitude, de procéder avec ménagement dans la dissociation, pour ne pas retourner la membrane, comme on pourrait le faire de toute calotte suffisamment souple.

Analysons maintenant les faits qui s'observent sur une préparation de ce genre bien réussie. La lame électrique est disposée sur le porte-objet, la face ventrale dirigée en haut, elle est recouverte d'une lamelle supportée par des cales pour éviter la compression. Nous l'examinons à un grossissement de cent cinquante diamètres. Tout d'abord nous y remarquons quelques plis; on pourrait les éviter en entaillant la membrane sur les bords. Choisissant des points où ces plis ne gênent pas l'observation, nous reconnaissons (voy. Pl. IV), sur un premier plan, des vaisseaux et des nerfs, entre lesquels se distinguent des cellules connectives ramifiées et étoilées; sur un second plan, une lame granulée qui correspond aux ramifications terminales des nerfs; plus profondément, des noyaux arrondis. Dans la prochaine leçon nous ferons l'examen détaillé de ces différentes parties.

VINGT-HUITIÈME LEÇON

(20 MARS 1877)

Terminaison des nerfs dans l'organe électrique de la torpille.

STRUCTURE DES LAMES DE L'ORGANE ÉLECTRIQUE (suite). — *Examen d'une lame de l'organe électrique après injection interstitielle d'acide osmique.*

Distinction des plans, en partant de la face ventrale. — Premier plan, fibres nerveuses à myéline; second plan, vaisseaux sanguins; troisième plan, fibres nerveuses à myéline; quatrième plan, lame nerveuse terminale; cinquième plan, noyaux et granulations.

Les vaisseaux capillaires sont dans une couche intermédiaire; il y a des fibres nerveuses à myéline au-dessus et au-dessous d'eux. — Manières de voir de R. Wagner et de Ciaccio à ce sujet.

Distinction de deux ordres de fibres nerveuses: fibres à myéline et fibres sans myéline. — Ramifications de ces deux espèces de fibres.

Structure des fibres à myéline. — Leur membrane secondaire, ressemblant à la gaîne de Henle. — Terminaison de la gaîne médullaire en pointe au niveau des étranglements annulaires. — Forme convexe des étranglements. — Coloration du cylindre-axe; elle a fait croire à l'existence d'étranglements incomplets. — Situation excentrique du noyau du segment. — Bifurcation ou émission de rameaux, se faisant toujours au niveau d'un étranglement. — Manière dont se comporte la gaîne secondaire au niveau des divisions de la fibre.

Fibres de second ordre ou sans myéline. — Manière dont se termine la myéline. — Découverte de la terminaison de la gaîne secondaire. — Striation du cylindre-axe. Méthode spéciale pour bien l'observer.

Cellules conjonctives qui se trouvent dans le tissu muqueux des trois premiers plans. — Leur forme polyédrique. Cause de cette forme. — Leurs prolongements.

MESSIEURS,

Dans la dernière leçon, nous avons commencé l'analyse histologique des lames de l'organe électrique de la tor-

pille en examinant une préparation faite après l'action de l'acide osmique. Il est nécessaire, pour que l'on puisse bien distinguer les différents plans de ces lames, qu'elles soient conservées dans l'eau phéniquée à 1 pour 100 et dans une cellule épaisse. L'avantage que présente l'observation dans l'eau tient à ce que ce liquide, ayant un indice de réfraction beaucoup moindre que la glycérine et le baume du Canada, conserve aux parties les plus délicates, aux dernières fibres nerveuses, un certain degré d'opacité qui permet de les suivre au milieu des parties voisines. Si je me sers d'eau phéniquée au lieu d'eau pure, c'est uniquement pour éviter le développement des microphytes.

Commençons l'examen de cette préparation à un grossissement de cent cinquante diamètres, en ayant soin de choisir un bon objectif à grand angle d'ouverture. La lame est tournée la face ventrale en haut, c'est-à-dire qu'elle est exactement dans la position inverse de celle qu'elle a naturellement chez l'animal. Ma description, et les termes de dessus et de dessous que j'emploierai, se rapporteront à la position de la lame dans la préparation, et non pas à sa situation chez l'animal.

Dans un premier plan (voy. Pl. IV), le plus superficiel, on distingue des fibres nerveuses à myéline, *n*. Au-dessous de celles-ci, dans un second plan, se rencontrent des vaisseaux capillaires ramifiés et anastomosés, *v*. Dans un troisième plan, au-dessous des vaisseaux, on remarque encore des fibres nerveuses à myéline, *n'*. Un examen attentif permet de reconnaître que les fibres nerveuses, situées d'abord au-dessus des vaisseaux, s'infléchissent pour passer au-dessous d'eux. Sur un quatrième plan, se montre un granulé fin, *g*, qui correspond aux dernières terminaisons nerveuses, dont les détails ne sont pas visibles avec le faible grossissement que nous employons en ce moment; enfin,

sur un dernier plan, on observe des noyaux ronds, *r*, et des granulations. Ajoutons immédiatement que, dans le premier, le second et le troisième plan, c'est-à-dire dans les trois plans situés au-dessus de la lame nerveuse terminale, on aperçoit des cellules étoilées, *c*, possédant des prolongements extrêmement grêles. Ce sont des cellules connectives, appartenant au tissu muqueux qui s'étend d'une lame à l'autre et qui remplit les vides laissés entre les fibres nerveuses et les capillaires sanguins.

Cette première observation, faite avec un grossissement relativement faible, établit qu'il existe des fibres nerveuses au-dessus et au-dessous des vaisseaux. Ainsi se trouvent confirmées et infirmées tout à la fois les opinions contradictoires de Rod. Wagner et de Ciaccio. D'après Wagner, en effet, les vaisseaux se trouvent toujours au-dessous des nerfs; d'après Ciaccio, au contraire, les nerfs sont toujours au-dessous des vaisseaux, c'est-à-dire plus près de l'arborisation terminale.

Comment expliquer que deux histologistes aussi compétents aient fait ces deux observations opposées? Wagner se servait d'objectifs forts, mais à petit angle d'ouverture, ne permettant par conséquent pas de bien apprécier la superposition des objets. Il avait observé les grosses branches nerveuses au-dessus des vaisseaux, et, ne pouvant pas distinguer exactement comment il en était pour les petites branches nerveuses, il avait fait ce qu'en général les expérimentateurs sont tentés de faire quand leurs moyens d'investigation les abandonnent; il avait raisonné par analogie, ce qui l'avait amené à conclure que les vaisseaux devaient être au-dessous de toutes les fibres nerveuses à myéline.

Quant à Ciaccio, il possède d'excellents objectifs à grand angle d'ouverture, mais le mode de préparation qu'il a mis en usage ne lui permet pas d'obtenir des lames d'une étendue

suffisante. Dans les petites surfaces qu'il est réduit à considérer, il n'observe que de petits segments de vaisseaux, en compagnie des fibres nerveuses à myéline les plus minces ; n'ayant pas rencontré les fibres plus grosses qui sont au premier plan, au-dessus du réseau vasculaire, il en a conclu que les capillaires sont toujours au-dessus des nerfs, c'est-à-dire plus éloignés qu'eux de l'arborisation terminale. Rien ne séparerait donc ces vaisseaux de la face dorsale de la lame sous-jacente, avec laquelle ils seraient en contact intime. Aussi Ciaccio les considère-t-il comme faisant partie de cette lame, et c'est pour cela qu'il a donné le nom de lame vasculaire à la partie dorsale de la lame électrique (voy. p. 104).

Nous allons faire maintenant une série d'observations qui susciteront autant de problèmes, à la solution desquels nous appliquerons de fortes lentilles, et des méthodes particulières pour chacun d'eux. Je décrirai successivement ces méthodes et leurs résultats, continuant ainsi à suivre le mode d'enseignement du Collége de France, dont le caractère spécial est d'être un enseignement expérimental et pratique.

Nous distinguerons, avec R. Wagner, deux ordres de fibres nerveuses dans la lame électrique, des fibres de premier ordre, celles qui sont encore enveloppées de myéline, et des fibres de second ordre, celles qui en sont dépourvues.

Parlons d'abord des fibres de premier ordre ou fibres à myéline. Sur nos préparations, comme vous le constaterez, ces fibres, grâce à l'action de l'acide osmique, se montrent avec une admirable netteté, et il est dès lors possible de les observer dans leurs moindres détails. Elles donnent lieu à des ramifications successives, parmi lesquelles nous en

distinguerons de latérales et de terminales. Les ramifications latérales, semblables à la branche dont elles émanent, mais généralement plus petites qu'elle, s'en dégagent, soit perpendiculairement, soit plus ou moins obliquement. Quelquefois on en voit naître deux en face l'une de l'autre, comme l'avait déjà signalé Wagner. Quelquefois aussi, et ceci est un cas assez fréquent, une branche latérale, après avoir parcouru une certaine longueur dans une direction donnée, revient sur elle-même et décrit un trajet récurrent. Ces traits généraux de la distribution des fibres n'ont pas une très-grande importance, mais ils présentent un certain intérêt au point de vue de la répartition dans la plaque des fibres qui émanent de différentes origines. Quant aux ramifications terminales, soit des branches principales, soit des branches secondaires ou latérales, elles sont le plus souvent dichotomiques, et sur chacun de leurs rameaux se montrent encore des ramifications latérales (voy. fig. 2, p. 112).

Les fibres de second ordre, ou fibres sans myéline, émanent des premières; elles continuent de se ramifier et se terminent en se recourbant et en présentant une forme spéciale, que Rodolphe Wagner a comparée à celle des bois de cerf et qu'il a décrite sous ce nom. Il faut remarquer cependant que les crochets recourbés qu'elles figurent, et que Wagner a représentés très-exactement, sont plus arqués que ne l'indique ce nom et cette comparaison. Après s'être disposées ainsi, les fibres de second ordre entrent dans la lame nerveuse terminale. Il est même possible qu'elles y soient déjà entrées auparavant; c'est une question que je laisserai de côté pour le moment et que je discuterai plus tard.

Après cette description sommaire de leur trajet, je dois vous parler de la structure de ces deux ordres de fibres.

Occupons-nous d'abord des fibres à myéline. Comme je vous le disais, ces fibres, fixées par l'acide osmique et conservées dans l'eau phéniquée, se présentent avec une admirable netteté (voy. *n* et *n'*, Pl. IV). En les examinant avec un bon objectif, on croirait voir un dessin tracé à la plume. Elles possèdent une enveloppe extérieure cylindrique, membraneuse, dans l'intérieur de laquelle se montre le tube nerveux à myéline, caractérisé par la couleur d'un bleu noirâtre qu'il a prise sous l'influence de l'osmium, son double contour, sa réfringence spéciale, ses étranglements annulaires et ses segments interannulaires.

Il y a des différences considérables entre ces nerfs et ceux que nous avons étudiés jusqu'à présent chez les mammifères et chez les reptiles.

La membrane secondaire qui les entoure est transparente; elle possède un double contour très-net; en dedans de ce contour on remarque des noyaux contenus dans une couche de protoplasma, qui se moule sur la face interne de la membrane.

Quelle est la signification morphologique de cette membrane? Est-elle analogue à la gaîne de Henle des dernières ramifications nerveuses? C'est une question à laquelle je ne répondrai pas en ce moment; elle sera mieux placée lorsque nous étudierons les nerfs dans leur trajet depuis les centres, et que nous les suivrons à travers la paroi des prismes pour les voir se distribuer aux lames électriques.

Les tubes nerveux contenus dans leurs gaînes secondaires présentent des étranglements annulaires sur tout leur trajet et au niveau de toutes leurs bifurcations. R. Wagner a figuré, sinon décrit exactement, ceux qui se trouvent aux bifurcations; mais, bien que son dessin représente plusieurs tubes nerveux sur une longueur assez considérable et que

ceux-ci paraissent copiés avec tout le soin possible, il ne se trouve indiqué dans leur continuité aucun des étranglements que vous reconnaîtrez tout à l'heure si nettement en examinant nos préparations. Cela vous montre une fois de plus que l'on ne voit facilement que ce que l'on connaît déjà; pour faire un pas en avant, pour découvrir une disposition non encore connue, il faut un grand effort. C'est ainsi que Rodolphe Wagner, qui a très-consciencieusement exécuté sa figure, comme il le dit, et qui avait porté son attention sur les bifurcations, les a représentées exactement telles qu'elles sont, et dès lors il y a figuré les étranglements annulaires. Mais, ne s'attendant pas à trouver quelque disposition spéciale dans la continuité des tubes, il n'y a pas reconnu les étranglements, bien qu'ils y soient plus nettement marqués encore qu'au niveau des bifurcations, et qu'il faille même les étudier d'abord dans la continuité du nerf pour les bien comprendre en ces derniers points.

Ces étranglements n'ont pas la même forme que chez les mammifères. La gaîne médullaire, au lieu de s'y terminer par une extrémité renflée, comme sur les nerfs que nous avons étudiés précédemment, diminue d'épaisseur peu à peu, et la bande foncée qui lui correspond sur chaque bord du tube s'amincit de plus en plus jusqu'à devenir une simple ligne au niveau de l'étranglement (voy. *e*, Pl. IV et Pl. V, fig. 5). Quant à la portion du tube nerveux qui se trouve entre les extrémités à myéline effilées des deux segments, et qui constitue l'étranglement proprement dit, elle forme une saillie convexe. Cette saillie est due au cylindre-axe et correspond, comme je l'ai dit il y a longtemps, à ce que j'ai appelé le renflement biconique. Par suite de l'amincissement graduel de la gaîne médullaire, la gaîne de Schwann, qui la suit exactement, se moule étroitement sur le cylindre-axe à ce niveau.

De plus, comme je vous l'ai fait remarquer dans la dernière leçon, le cylindre-axe est coloré par l'acide osmique; il en résulte que, contrairement à ce que nous avons constaté dans les tubes nerveux étudiés précédemment, l'étranglement n'interrompt pas par un espace clair la continuité du tube nerveux coloré en noir par l'osmium. C'est cette circonstance qui a conduit certains observateurs à admettre chez les torpilles l'existence d'étranglements incomplets. Leur erreur provient de ce qu'ils ne connaissaient pas le fait que je vous signale, à savoir que chez ces animaux l'acide osmique colore fortement le cylindre-axe.

Le segment interannulaire possède un seul noyau, et, sous ce rapport, il ne diffère pas de celui des mammifères; mais souvent ce noyau est notablement plus rapproché de l'une ou de l'autre des extrémités du segment interannulaire. Chez les mammifères, il n'est pas toujours rigoureusement au milieu du segment, mais jamais il ne s'en éloigne autant que chez la torpille. Cette différence n'a pas, du reste, une importance considérable.

Je dois vous dire maintenant quelques mots des noyaux qui sont disposés entre la gaîne de Schwann et la gaîne secondaire. Lorsque la lame électrique n'est pas bien tendue, les tubes nerveux sont repliés et la gaîne secondaire présente des plis : on remarque alors que les noyaux qui la doublent se moulent exactement sur ces plis, ce qui prouve qu'ils sont formés d'une substance très-souple. Nous avons eu l'occasion de faire une observation semblable à propos des noyaux de la gaîne de Henle (voy. t. I, p. 169).

Nous devons maintenant nous demander quelle est la structure du tube nerveux de premier ordre ou à myéline au niveau de ses bifurcations.

Lorsqu'un tube nerveux à myéline se divise ou lors-

qu'il donne naissance à un rameau latéral, la séparation se produit toujours au niveau d'un étranglement. C'est là une loi tout à fait générale, qui n'offre pas d'exceptions, ni pour les nerfs de la torpille, ni pour les nerfs de n'importe quel organe chez n'importe quel animal : la bifurcation, ou l'émission d'une branche nerveuse se fait toujours, dans les tubes nerveux à myéline, au niveau d'un étranglement annulaire. Cela posé, il nous reste à examiner comment se comportent à ce niveau la gaîne de Schwann et la gaîne secondaire (voy. Pl. IV).

La gaîne de Schwann se moule exactement sur les trois segments interannulaires, au point où ils s'unissent; il n'en est pas de même de la gaîne secondaire; ainsi, lorsqu'un tube se bifurque, sa gaîne secondaire continue souvent à embrasser dans une enveloppe unique les deux nouveaux tubes, et c'est plus loin seulement qu'elle se divise pour donner à chacun d'eux sa gaîne spéciale (voy. Pl. IV, *p*).

Au niveau de la bifurcation et dans la gaîne non encore divisée il existe d'habitude un éperon qui s'avance plus ou moins loin, et qui forme une cloison dans son intérieur.

Je vous indique tous ces détails, parce qu'ils fixent votre attention sur des faits qui, bien que secondaires en apparence, acquerront peut-être de l'importance par la suite. Aussi, pour ne rien laisser de côté, je vous signalerai encore une disposition que vous observerez fréquemment (Pl. IV, *a*). Un tube secondaire, contenu d'abord dans une gaîne commune avec celui qui lui a donné naissance, se recourbe après un certain trajet, prend une direction récurrente le long du tube principal, de manière à revenir en arrière de son point d'origine, et il quitte alors seulement ce tube pour recevoir une gaîne spéciale.

Arrivons maintenant aux fibres sans myéline ou fibres de second ordre.

En perdant leur revêtement médullaire, les fibres nerveuses conservent cependant leur membrane de Schwann et leur gaîne secondaire, ce que l'on peut facilement reconnaître au point où finit la myéline; aussi est-ce là le point sur lequel je vais attirer votre attention en premier lieu.

Je vous ferai remarquer d'abord que, en se divisant dichotomiquement, les tubes nerveux à myéline deviennent de plus en plus grêles et leurs segments interannulaires de plus en plus courts, ce qui est en rapport avec une loi relative aux tubes nerveux à myéline de tous les animaux, à savoir que les segments interannulaires sont d'autant moins longs que le tube auquel ils appartiennent est d'un diamètre moindre. A l'extrémité d'un des segments, on voit la gaîne médullaire diminuer d'épaisseur comme au niveau d'un étranglement en laissant la membrane de Schwann enserrer le cylindre-axe; mais, au lieu qu'à cette partie amincie succède le renflement biconique et le commencement d'un nouveau segment, le cylindre-axe continue de rester dépourvu de myéline, enveloppé étroitement de la gaîne de Schwann et revêtu, mais d'une façon beaucoup moins serrée, de la gaîne secondaire (Pl. V, fig. 5).

Ces deux gaînes se continuent-elles jusqu'aux dernières ramifications nerveuses? En ce qui regarde la gaîne de Schwann, cela est très-probable, car on la voit se poursuivre sur le tube nerveux sans qu'il soit possible d'y reconnaître un point où elle disparaîtrait.

Il n'en est pas de même de la gaîne secondaire. Sur une préparation faite après injection interstitielle d'acide osmique suivie d'un séjour de vingt-quatre ou quarante-huit heures dans le même réactif, et conservée dans l'eau phéniquée,

j'ai pu déterminer exactement la manière dont la gaîne secondaire finit sur les fibres nerveuses.

En un point bien marqué, quelquefois sur la première, d'autres fois sur la seconde ou sur la troisième ramification de la fibre nerveuse à partir de la fin de sa gaîne de myéline,

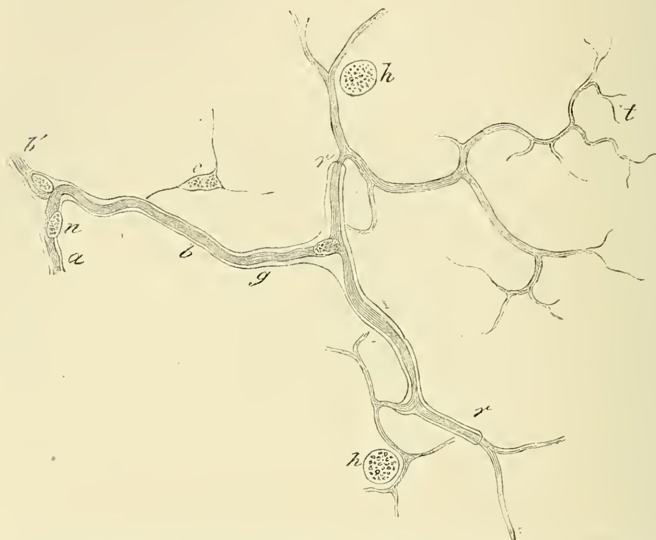


Fig. 5. — Terminaison de la gaîne secondaire sur les fibres nerveuses sans myéline dans la lame électrique de la torpille. Préparation obtenue après injection d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100 et macération pendant 24 heures dans le même réactif; examen dans l'eau phéniquée. — *a*, branche nerveuse d'origine; *bb'*, branches nerveuses de second ordre; *c*, cellule conjonctive; *g*, gaîne secondaire; *rr*, anneaux terminaux de la gaîne secondaire; *h*, noyaux de la couche intermédiaire; *n*, noyau de la gaîne secondaire; *t*, ramifications en bois de cerf.

la gaîne secondaire s'arrête en embrassant cette fibre comme d'un anneau. Le double contour de cette gaîne, qui se dessinait nettement à une certaine distance de la fibre, se recourbe brusquement vers elle et s'y termine. Dans certains cas, cette courbure est même si accentuée qu'il semblerait que la membrane se replie sur la fibre et qu'elle se comporte à son égard exactement comme une séreuse.

Je n'ai pu observer cette disposition que sur des prépara-

tions conservées dans l'eau phéniquée. Lorsqu'elles étaient montées dans la glycérine ou dans le baume du Canada, il m'a été impossible d'en rien reconnaître, parce que, sous l'influence de ces réactifs, la gaîne secondaire vient s'appliquer exactement sur le tube nerveux.

Je dois vous parler maintenant d'un fait intéressant que l'on peut facilement observer sur les fibres du second ordre : la striation longitudinale du cylindre-axe. Pour la constater, il faut employer une méthode spéciale. Sur les préparations fortement colorées par l'acide osmique, où nous venons de reconnaître la membrane secondaire et le point où elle s'arrête, nous ne pourrions distinguer aucun détail dans le cylindre-axe lui-même, parce qu'il est devenu trop noir. Il faut donc modifier le procédé; voici comment il convient de s'y prendre : après avoir fait dans un prisme de l'organe électrique une injection interstitielle d'acide osmique, on détache un morceau de l'organe comprenant ce prisme et on le plonge dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100. Après l'avoir laissé séjourner quelques jours dans ce dernier réactif, on recueille, pour en isoler quelques lamelles, les portions qui ont été touchées et fixées par l'acide osmique, et que l'on reconnaît encore grâce à leur coloration grisâtre; puis on les plonge pendant vingt-quatre heures dans une solution de picrocarminate à 1 pour 100, où elles se colorent aisément, parce que l'acide osmique n'a pas exercé longtemps son action. Enfin on les monte en préparation, et on fait pénétrer la glycérine très-lentement, en suivant les indications que je vous ai données plusieurs fois déjà à cet égard.

En examinant une lame ainsi préparée, vous remarquerez que l'acide osmique est loin d'avoir agi également sur toutes ses parties. Sur certains points, vous reconnaîtrez la trace d'une action énergique, tandis qu'en d'autres elle est à peu

près nulle. Vous rencontrerez également tous les degrés intermédiaires, et c'est là une circonstance fort heureuse, car l'observation des faits que je vais décrire n'est possible que dans des points où la réaction a atteint un certain degré, exactement convenable. Une de ces préparations a été placée sous un de ces microscopes (Pl. V, fig. 5).

Vous y observerez un tube nerveux de premier ordre donnant naissance à une fibre nerveuse sans myéline : à partir du point où elle en émerge du premier, on y remarque une striation longitudinale fine des plus nettes et des plus caractéristiques. Cette striation correspond à celle que nous avons reconnue sur les cylindres-axes des mammifères, en suivant des méthodes que je vous ai minutieusement indiquées et sur lesquelles je ne reviendrai pas ici.

L'observation que nous venons de faire nous permet d'affirmer que les cylindres-axes des tubes nerveux de l'organe électrique sont striés. Mais cette striation est produite par des éléments extrêmement délicats, et, pour qu'il soit possible de la reconnaître, il faut, je le répète, une action de l'acide osmique mesurée, calculée pour ainsi dire, telle que la donne l'injection interstitielle.

Nous devons examiner maintenant comment se comportent les fibres nerveuses sans myéline au niveau de leurs bifurcations. Je vous rappellerai d'abord qu'elles ne présentent plus ni étranglements annulaires ni renflements biconiques du cylindre-axe. Dans les parties où elles sont encore entourées de la gaîne secondaire, celle-ci se bifurque également, et souvent à ce niveau on remarque un ou plusieurs noyaux appliqués à la surface de la fibre. Ces noyaux appartiennent à la gaîne secondaire, et ce qui le prouve, c'est qu'il ne s'en trouve jamais au delà de la terminaison de cette gaîne.

Pour distinguer nettement la manière dont se disposent

au niveau des bifurcations les fibrilles qui constituent le cylindre-axe, il faut faire des préparations spéciales. Un fragment de l'organe électrique est mis à macérer dans le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100 pendant plusieurs mois. Ensuite, il est dissocié dans l'eau distillée, et les lames électriques isolées sont traitées pendant vingt heures par le chlorure double d'or et de potassium à 1 pour 10 000; c'est là le procédé que Gerlach a recommandé pour le système nerveux central.

La préparation étant montée dans la glycérine, on remarque, après que la réduction de l'or s'est faite complétement sous l'influence de la lumière solaire, le cylindre-axe aminci et coloré en violet, dans l'intérieur des gaînes teintées en rose violacé. En examinant attentivement ce cylindre-axe au niveau des bifurcations, on reconnaît qu'il y présente une figure triangulaire (*ca*, fig. 4, p. 128). Ce triangle est constitué par des fibrilles qui vont du cylindre-axe principal à chacun des cylindres-axes secondaires et par d'autres fibrilles qui, passant d'un cylindre-axe secondaire dans l'autre, forment ainsi le troisième côté du triangle. Il y a donc là, non pas une bifurcation simple du cylindre-axe, mais un véritable entre-croisement de fibrilles dans tous les sens, comme dans un chiasma.

Avant d'arriver à la lame électrique proprement dite, qui occupe seulement le quatrième plan dans la préparation, il me reste à vous parler des cellules que l'on rencontre dans les trois premiers. Ces cellules, examinées sur les préparations faites après action de l'acide osmique (*c*, Pl. IV), paraissent irrégulièrement polyédriques; leur forme se rapproche tantôt de la pyramide et tantôt du prisme; leurs angles sont toujours émoussés. Elles contiennent un noyau volumineux, de telle sorte que leur protoplasma se trouve réduit à une couche mince. Des angles de ces cellules et

quelquefois de différents points de leur surface partent des prolongements fins qui se dirigent dans différents plans et dont les ramifications extrêmement grêles s'anastomosent

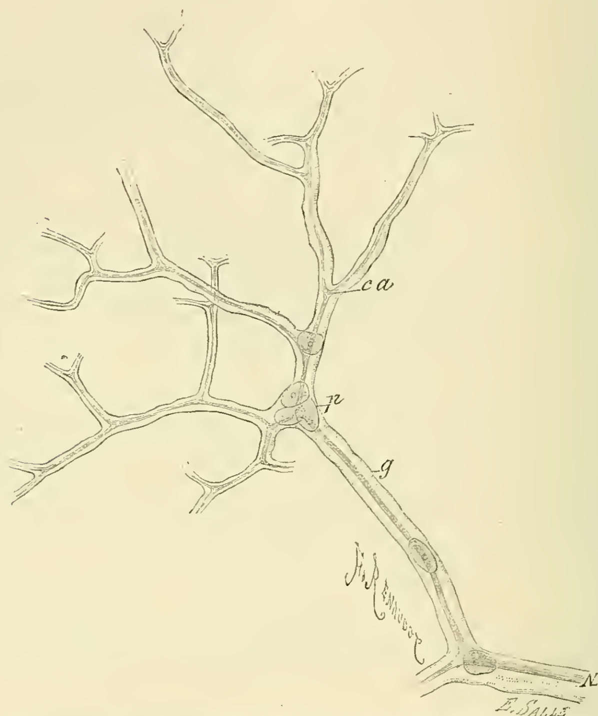


Fig. 4. — Tube nerveux ramifié d'une lame de l'organe électrique de la torpille, traitée successivement par le bichromate d'ammoniaque et le chlorure double d'or et de potassium. — N, cylindre-axe; *g*, gaîne secondaire; *p*, groupe de noyaux de la gaîne secondaire dans un point voisin de sa terminaison; *ca*, bifurcation du cylindre-axe en forme de chiasma.

avec des ramifications analogues appartenant aux cellules voisines.

Ces cellules sont des cellules connectives, ainsi que l'ont reconnu Remak et Max Schultze. Ce dernier auteur a signalé également la ressemblance qu'elles présentent avec les cellules du tissu muqueux compris dans d'autres régions de la

torpille. Elles ne diffèrent des cellules connectives ordinaires que par leur forme polyédrique, et cette différence est due à une influence de milieu. Les cellules du tissu conjonctif diffus ne possèdent, en effet, la forme de lames aplaties que parce qu'elles ont été comprimées entre deux surfaces opposées. Les cellules connectives de l'organe électrique et celles du tissu muqueux, situées, au contraire, au milieu d'une masse molle, n'éprouvent aucune compression spéciale dans un sens donné; dès lors elles restent massives.

Remak a fait remarquer, à propos de ces cellules, que leurs prolongements ne s'anastomosent pas avec les nerfs, qu'il y a simple entre-croisement. Il se proposait ainsi de mettre à l'abri d'une erreur presque inévitable des observateurs peu expérimentés ou enthousiastes.

Les prolongements de ces cellules vont-ils s'attacher sur les gaînes des nerfs, comme l'a dit Schultze? Cela est possible; mais je n'en ai pas trouvé d'exemple, et je ne puis par conséquent pas prendre parti dans cette question.

VINGT-NEUVIÈME LEÇON

(22 MARS 1877)

Terminaison des nerfs dans l'organe électrique de la torpille.

STRUCTURE DES LAMES DE L'ORGANE ÉLECTRIQUE. — *Étude d'une lame de l'organe électrique après injection interstitielle d'acide osmique* (suite). — Arborisation terminale des nerfs. — Noyaux sous-jacents.

Méthode qui permet de séparer les différentes couches de la lame électrique proprement dite, depuis l'arborisation terminale jusqu'à la face dorsale de cette lame. — Observation des cils électriques, correspondant aux palissades de Remak et à la ponctuation de Boll. — Distinction de trois couches dans la lame proprement dite : 1° Couche ventrale, comprenant l'arborisation terminale et les cils électriques attachés perpendiculairement aux ramifications nerveuses. — 2° Couche intermédiaire, comprenant une première portion à granulé fin formé par l'empreinte des cils électriques, et une seconde portion à grosses granulations. — 3° Couche dorsale homogène. — Au delà, couche de fibres connectives fines appliquées à la face dorsale de la lame (quatrième couche).

Distinction de ces quatre couches sur des coupes transversales des lames électriques après durcissement de l'organe dans le bichromate d'ammoniaque et coloration des préparations par l'hématoxyline. — Couche ventrale colorée et striée perpendiculairement à sa surface par les cils électriques. — Couche intermédiaire incolore et contenant les noyaux. — Couche dorsale colorée et homogène.

Étude de la lame électrique au moyen du nitrate d'argent. — Détails de l'application du procédé dit de Coccius. Inégalité d'action du réactif. — Résultats de cette méthode : Noyaux de la couche intermédiaire ménagés en blanc. Ils ne sont pas contenus dans des cellules. — Arborisations terminales ménagées en blanc sur fond coloré et terminées en bourgeons ou en boutons. — Silhouette ménagée en clair des vaisseaux et des nerfs de la lame située au-dessus. — Cellules connectives ménagées en blanc. — Anneaux terminaux des gaînes secondaires colorés en noir. — Cylindres-axes ménagés partout, et ne donnant jamais ni les croix au niveau des étranglements, ni les stries transversales de Frommann.

MESSIEURS,

Tous les éléments que nous avons étudiés dans la dernière leçon par rapport à leur disposition et à leur structure

sont situés en dehors de la lame électrique proprement dite, c'est-à-dire dans le tissu muqueux qui double sa face ventrale. Je vais laisser de côté aujourd'hui les vaisseaux, les nerfs et les cellules conjonctives, pour m'occuper de la lame elle-même.

Cette lame, à cause de l'extrême délicatesse des parties qui la constituent, présente de grandes difficultés techniques, tandis que, les préparations une fois obtenues, l'observation en est comparativement facile. Je serai obligé d'exposer ce sujet d'une façon assez étendue et d'entreprendre une discussion détaillée des points de structure controversés. Seulement, au lieu de discuter avec des arguments, comme on peut le faire dans d'autres branches de la science, je discuterai au moyen de méthodes qui montrent nettement les faits, ce qui est le seul procédé de discussion vraiment profitable en histologie. Il est évident, en effet, que si l'on est obligé de recourir à des arguments pris en dehors des faits observés, c'est que ceux-ci ne sont pas démonstratifs; autrement ils ne donneraient lieu à aucune discussion. C'est pourquoi j'argumenterai exclusivement en indiquant les méthodes et les résultats des méthodes qui mettent hors de doute les différents détails de la structure des lames électriques.

Revenons à la préparation dont nous avons commencé l'analyse dans la dernière leçon. Continuons l'examen d'une lame électrique fixée par injection interstitielle d'acide osmique et disposée dans une cellule remplie d'eau phéniquée, la face ventrale dirigée en haut. Observons-la avec un grossissement de cent cinquante diamètres, et suivons les branches nerveuses de ramifications en ramifications jusqu'aux figures en bois de cerf. Si nous abaissons un peu l'objectif, nous ne voyons plus au delà, comme je vous l'ai déjà dit, qu'un granulé fin. Ce granulé paraît bien avoir un certain

arrangement; mais il serait impossible, à ce grossissement, de dire en quoi il consiste. Au-dessous du granulé fin, on observe un granulé plus grossier et des noyaux disséminés sur lesquels je reviendrai tout à l'heure.

A un grossissement plus considérable, de quatre cents à cinq cents diamètres, vous pourrez facilement reconnaître avec certitude que les noyaux et le granulé plus grossier sont dans une couche inférieure au granulé fin qui paraît être la continuation des ramifications en bois de cerf. A ce même grossissement, ce granulé apparaît plus distinct, et on remarque qu'il est formé d'un réseau, ou plutôt d'une sorte d'arborisation fine et délicate, dont les branches se termineraient par des feuilles d'un diamètre très-peu supérieur à celui des branches elles-mêmes.

C'est en observant dans ces conditions que Kölliker et Max Schultze ont cru apercevoir un réseau. Si l'on considère que ces branches et ces feuilles, dont l'image est très-fugace, parce qu'elles n'ont qu'une très-petite épaisseur et qu'il est difficile par conséquent de les mettre et de les maintenir au point, sont couvertes de granulations fines qui en dépassent les bords, et que très-peu au-dessous se trouvent des granulations plus grosses, on conçoit fort bien qu'un observateur qui n'est pas encore fixé sur leur forme y soit trompé. Tous ces points, tour à tour brillants ou obscurs suivant le plus léger déplacement de l'objectif, fatiguent son œil et ne lui permettent pas de suivre nettement les contours des objets.

Si, de plus, l'observation est faite sur le tissu vivant sans addition d'aucun réactif (et c'est ainsi qu'ont procédé Kölliker et Max Schultze), une nouvelle cause d'erreur vient s'ajouter aux premières; toutes les grosses granulations situées au-dessous du granulé fin présentent le mouvement brownien ou mouvement moléculaire; il en résulte que

l'œil est encore plus distrait. Dès lors on comprend aisément comment Kölliker, Max Schultze et Franz Boll dans son premier travail, celui qui a précédé mes propres recherches, ont pu, je dirai même ont dû s'y tromper.

Employons pour cette analyse un objectif encore plus puissant, par exemple le n° 12 à immersion de Hartnack et Prazmowski, avec leur oculaire 3. Malgré la difficulté de la mise au point, qui exige une grande habitude ou des appareils spéciaux[1], l'observation sera plus facile; on ne sera plus tenté de confondre la ponctuation spéciale des rameaux terminaux avec les granulations sous-jacentes; enfin, et c'est pour cela surtout que ce grossissement sera nécessaire, on reconnaîtra la véritable forme de l'arborisation terminale. Mais, comme après l'action de l'acide osmique cette arborisation est moins nette que sur des lames fraîches enlevées à l'animal vivant, il convient d'en renvoyer la description pour le moment où nous étudierons les lames de l'organe électrique sans addition d'aucun réactif.

Avant d'aller plus loin, je dois vous parler des gros noyaux qui sont situés au-dessous de l'arborisation terminale. Ces noyaux (voy. *r*, Pl. IV) sont sphériques et possèdent un double contour. Ils ont presque tous le même diamètre; quelques-uns seulement sont un peu plus petits que les autres. Leur groupement est irrégulier; souvent on en observe deux, trois, quatre, qui sont assez voisins, tandis que les autres sont beaucoup plus éloignés; quelquefois il y en a deux qui se touchent; en un mot, ils ne présentent pas une distribution régulière qui rappelle en quoi que ce soit les noyaux d'un pavé épithélial.

Ces noyaux possèdent le plus souvent un seul nucléole,

[1] Voir : *Traité technique d'histologie*, p. 12.

quelquefois ils en ont deux. Ils contiennent des granulations que l'acide osmique a noircies comme si elles étaient de nature graisseuse; le nucléole est du reste aussi coloré en brun par le même réactif. Le double contour qui les limite est parfaitement net. Quelques-uns, et ceci est un point important, paraissent simplement plongés dans la substance granuleuse fondamentale; d'autres sont entourés d'une zone claire, qui pourrait faire croire à l'existence d'une cellule. Cette zone est variable d'étendue et de forme; le plus souvent elle est tout à fait circulaire, et alors elle est tantôt concentrique, tantôt excentrique au noyau qui y est compris; d'autres fois elle est fusiforme. Je vous donnerai l'explication de ces divers aspects lorsque nous en aurons fait l'étude à l'aide d'autres méthodes. Cependant je vous dirai par avance que la zone claire qui parfois se forme autour des noyaux est due à un retrait de la substance qui les entoure.

Je devrais maintenant, pour continuer cette description dans l'ordre que j'ai adopté, c'est-à-dire par plans successifs, poursuivre l'étude de la lamelle nerveuse terminale; mais il est nécessaire que je vous renseigne d'abord sur la texture de la lame électrique tout entière. Il est en effet impossible d'aborder l'analyse de l'arborisation terminale si l'on ne s'est pas rendu compte auparavant de la superposition, et je dirai même du nombre des couches que possède cette lame.

Je vous ai dit (voy. p. 94 et 95) que Remak, en examinant des lames électriques repliées, fut conduit à admettre que ces lames sont formées de deux couches distinctes : l'une nerveuse ventrale, l'autre vitrée ou dorsale. Kölliker alla plus loin; il parvint à séparer l'une de l'autre une lamelle nerveuse ou ventrale et une lamelle supérieure correspondant à la lame vitrée de Remak et qu'il considéra comme étant de

nature conjonctive. Max Schultze admit aussi que la lame électrique est formée de deux couches, mais il ne réussit pas à les isoler et soutint que cela était impossible. Nous avons vu que pour cet auteur la partie dorsale ne serait pas constituée par du tissu conjonctif, comme Kölliker l'avait dit, mais par un tissu spécial.

Dans ces derniers temps, Ciaccio, ayant observé dans la lame vitrée de Remak de petites fibres de tissu conjonctif, est revenu à l'opinion de Kölliker et a soutenu de nouveau que la portion dorsale de la lame électrique est de nature conjonctive. C'est donc là une question sur laquelle la science n'est pas fixée, et je dois dire que, si l'on a généralement reconnu dans la lame électrique l'existence de deux couches, on ignore encore la nature de la couche dorsale. Il est donc nécessaire de reprendre ce sujet à nouveau.

Je vous ferai remarquer d'abord que, si Kölliker a séparé deux couches dans la lame électrique, il l'a dû au hasard. En effet, en isolant les lames les unes des autres, il s'en est trouvé quelques-unes où l'une des deux couches dépassait l'autre dans une certaine étendue. C'est aussi par hasard que F. Boll a réussi cette dissociation après l'action de l'acide osmique. Mais il ne faut pas compter sur le hasard, et c'est pour cela que j'ai cherché une méthode précise, donnant un succès constant. J'y ai réussi, et les résultats que j'ai obtenus sont d'une grande importance pour la connaissance exacte de la lame électrique. La patience que vous avez mise à me suivre dans ces recherches minutieuses m'est un garant que ces faits nouveaux exciteront votre intérêt autant qu'ils ont excité le mien.

Les lames électriques, isolées après avoir été soumises à l'action de l'acide osmique, sont placées dans l'alcool au

tiers, où on peut les conserver longtemps sans qu'elles subissent d'altération. Ayant choisi une de ces lames, et l'ayant disposée sur une plaque de verre, la face ventrale en haut, je l'étends avec les doigts par la méthode de la demi-dessiccation. Je vous ferai remarquer que c'est au procédé de l'injection interstitielle que je dois l'avantage d'obtenir ces lames dans une étendue suffisante pour qu'il soit possible de recourir à ce moyen d'extension. La plaque de verre sur laquelle la lame électrique est ainsi fixée étant placée dans un baquet contenant de l'alcool à 36°, je touche à plusieurs reprises la surface de cette lame avec un pinceau dirigé verticalement, et cela d'autant plus fort et d'autant plus longtemps que je veux obtenir un résultat plus complet; mais quelques coups de pinceau suffisent généralement pour atteindre le but que l'on se propose. La plaque de verre est alors mise dans l'eau, où il faut se garder de la laisser longtemps, parce que la lame électrique se détacherait. Quand elle en est retirée, la préparation est recouverte d'une lamelle et disposée sous le microscope.

En l'examinant (voy. Pl. V, fig. 1), vous constaterez que le pinceau a fait éprouver à la lame électrique des pertes de substance plus ou moins considérables au niveau desquelles vous allez observer des détails intéressants relativement à la texture et même à la structure fine de cette lame. Notons d'abord que le pinceau n'a pas agi également sur tous les points; il en est (*a*) où la lame est restée intacte; dans d'autres, sa portion superficielle a été enlevée, et la surface dégagée est grisâtre, ponctuée (*b*); ailleurs, cette couche elle-même a disparu, et il reste seulement quelques fibres fines entre-croisées (*c*). Un examen attentif avec un objectif puissant à grand angle d'ouverture, permet de distinguer ces mêmes fibres au-dessous des autres couches dans toute l'étendue de la préparation. Enfin, il y a aussi

des régions où, la couche granuleuse ponctuée ayant été enlevée, on reconnaît qu'il est resté une lamelle extrêmement mince (*d*) au-dessus des fibres fines. Ces régions ont en effet une teinte grise bien différente de la transparence de celles où il n'a persisté que les fibres connectives. Notons un dernier fait : dans un assez grand nombre de points, une portion de la lame superficielle qui porte le réseau nerveux a été détachée et retournée par le pinceau comme un pan d'étoffe (*r*); sur le profil de ce pli (*e*) se distinguent, disposés perpendiculairement à sa surface, des bâtonnets qui, par leur aspect et leur disposition, rappellent les cils vibratiles.

Ce premier examen nous conduit à admettre que dans une lame de l'organe électrique il y a quatre couches distinctes :

1° Une première couche, que j'appellerai *lamelle nerveuse*, divisée elle-même en deux portions : la superficielle formée par l'arborisation terminale, la profonde par les bâtonnets correspondant aux palissades de Remak, ou à la ponctuation de Boll. J'appellerai ces bâtonnets *cils électriques*.

Cette seule observation vous montre combien la technique en histologie est chose importante, puisque à l'aide d'un simple tour de main il m'est possible de vous faire distinguer, complétement séparées les unes des autres, des parties sur l'existence même desquelles il restait encore des doutes. L'examen attentif des cils électriques sur le profil du pan retourné de la lamelle nerveuse nous fait reconnaître que ces éléments y sont disposés régulièrement et à des distances égales.

2° Une seconde couche, *couche intermédiaire*, que nous diviserons également en deux portions : la superficielle ou ventrale, présentant un granulé fin qui correspond à l'empreinte des cils électriques; l'autre profonde, plus gros-

sièrement granulée, renfermant dans son sein les noyaux de la lame électrique.

3° La troisième couche, anhiste et d'une grande minceur, située immédiatement au-dessous de la précédente, doit être désignée sous le nom de *lamelle dorsale.*

4° La quatrième couche, *couche connective*, n'appartient pas à la lame électrique proprement dite. Elle est constituée par des fibres de tissu conjonctif très-grêles qui s'entre-croisent de manière à former un treillis résistant. Ce treillis est destiné sans doute à soutenir la lame électrique, dont les parties extrêmement délicates et molles seraient exposées, sans cet appui, à se déranger sous l'influence du plus léger traumatisme.

L'analyse que je viens de faire me dispense de toute critique; les faits que je vous ai décrits, et que vous pourrez constater vous-mêmes sur la préparation disposée sous vos yeux, sont tellement nets qu'il est maintenant parfaitement inutile de discuter les opinions des divers auteurs qui se sont occupés de ce sujet.

Je passe à l'examen des résultats fournis par les coupes transversales des lames électriques. Pour les faire, je vous conseille le procédé suivant : Un fragment de l'organe, dans lequel on a pratiqué une injection interstitielle d'acide osmique, est placé dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100. Il peut y être conservé pendant plusieurs mois et même pendant plusieurs années, mais il n'y acquiert jamais une consistance suffisante, et dès lors il est nécessaire de le traiter encore par la gomme et l'alcool (voy. t. I, p. 91).

Les coupes seront pratiquées parallèlement à l'axe des prismes. Malgré cela, toutes les lames ne seront pas

tranchées d'une façon exactement perpendiculaire. Cela tient à ce qu'elles possèdent une étendue plus grande que la section transversale des prismes, et que dès lors pour y être contenues elles sont forcément plissées ou repliées sur elles-mêmes. Cependant il y en aura toujours quelques-unes qui, au moins dans certaines portions de leur étendue, seront coupées suivant un plan bien perpendiculaire à leur surface.

Les coupes seront placées dans l'eau pour enlever la gomme, puis colorées par l'hématoxyline et enfin montées dans la glycérine. Vous y ferez les observations suivantes (voy. Pl. V, fig. 5), qui compléteront les notions acquises par la vue de face des lames traitées au pinceau. Du côté dorsal vous observerez la coupe de la lamelle dorsale, *d*, doublée des fibres connectives, *c*, et colorée en bleu plus ou moins intense, suivant que le réactif colorant aura agi plus ou moins vivement ou plus ou moins longtemps. Du côté ventral, vous verrez la lame nerveuse, *v*, également colorée; entre les deux, la lame intermédiaire, légèrement teintée, se présentera avec ses noyaux, maintenant d'un violet très-foncé, *n*, et ses granulations. Vous retrouverez donc sur cette coupe, et nettement distinguées par leur coloration, les quatre couches que je vous ai signalées.

Si vous examinez à un plus fort grossissement la lamelle nerveuse, vous y distinguerez la série des cils électriques, *e*, formant palissade. Ces cils, aussi bien sur la coupe que vous considérez ici que sur le pli de la membrane rebroussée où nous les avons observés tout à l'heure, ne sont pas semblables aux cils vibratiles, qui ont le même diamètre dans toute leur longueur ou bien sont effilés à leur extrémité. Ils présentent au contraire un renflement terminal, et c'est à ce renflement bien plus qu'au corps même du cil qu'est due la ponctuation de Boll.

En résumé, l'action des réactifs colorants nous montre, aussi bien que le traitement au pinceau, que la lame électrique est composée de quatre couches nettement distinctes. Plus tard, quand j'essayerai de vous donner une théorie physiologique de l'organe électrique, vous verrez combien tous les faits que je viens de vous signaler nous seront utiles.

Maintenant que nous connaissons la texture de la lame électrique dans son ensemble, revenons à l'analyse de l'arborisation terminale. Comme les préparations à l'acide osmique seul ne nous fournissent pas des renseignements bien exacts et bien précis, il est nécessaire d'employer d'autres méthodes. Parmi ces méthodes, l'une des plus importantes, et qui donne les résultats les plus intéressants, est le traitement par le nitrate d'argent. J'ai employé, comme je vous l'ai dit, le procédé le plus ancien, celui dont Coccius s'était servi pour l'étude de la cornée. Voici en quoi il consiste : après avoir passé à plusieurs reprises un crayon de nitrate d'argent sur la cornée, on la plonge dans l'eau; ses cellules se montrent alors de la manière la plus nette, réservées en blanc sur un fond brun. C'est en vue d'obtenir un résultat analogue dans l'organe électrique que j'ai eu recours au même procédé. Mon but était en effet de rechercher si les noyaux qui sont dans la couche intermédiaire appartiennent à des cellules. L'argent devait ménager, comme dans la cornée, le protoplasma cellulaire, et je devais voir la cellule, s'il en existait une, se dessiner en blanc sur fond noir.

J'ai été très-surpris des résultats que j'ai obtenus, non pas en ce qui regarde l'objet spécial que je recherchais, mais à plusieurs autres points de vue, et j'avoue franchement

que jamais observation histologique, excepté celle des petites croix dessinées par l'argent au niveau des étranglements annulaires, ne m'a fait plus de plaisir. Quand on interroge la nature, comme on disait au siècle dernier, et que la nature donne une réponse nette et précise, celui qui reçoit cette réponse, s'il est véritablement amoureux de la science, éprouve une grande joie.

Pour bien réussir dans l'application du nitrate d'argent à l'organe électrique, il faut d'abord enlever, avec le plus grand soin, la peau qui le recouvre, en évitant d'entamer les prismes. Puis, passant la main sous le ventre de l'animal, on fait bomber la surface dorsale dénudée de l'organe, et, prenant avec une pince un cristal de nitrate d'argent un peu gros, on le passe à plusieurs reprises sur la surface saillante et tendue des prismes, jusqu'à ce qu'elle devienne opaque et blanchâtre. Ensuite, en se servant d'un rasoir, on retranche une couche plus ou moins épaisse de l'organe comprenant ces parties blanchies qui ne tarderont pas à devenir noires, et on la plonge d'abord dans l'eau distillée pendant quelques minutes, puis dans un mélange d'une partie d'alcool et de deux parties d'eau distillée. Les lames peuvent séjourner dans ce mélange un temps indéterminé sans plus s'altérer; même au bout de six mois, elles sont encore bonnes pour l'étude.

Après que l'on a excisé avec de petits ciseaux la calotte de l'un des prismes, la dissociation des lames est pratiquée dans l'eau, comme je l'ai dit pour celles qui ont été traitées par l'acide osmique; mais ici leur séparation est plus difficile, et il est nécessaire d'y mettre plus de soin.

Le résultat obtenu n'est pas constant, c'est-à-dire que l'effet du nitrate d'argent n'est pas le même sur les différentes lames. C'est, du reste, un caractère très-général de ce réactif; sur un grand épiploon, par exemple, qui aura été plongé

et agité dans un bain de nitrate d'argent, on trouvera, à côté de parties où l'imprégnation aura bien réussi, d'autres endroits où il ne se remarquera aucun effet ; d'autres encore où le tissu sera simplement coloré. Le même phénomène se produit sur les membranes tendues en place : ce qui prouve que, dans l'imprégnation de l'épiploon, il n'est pas dû aux plis que ce dernier prend dans la solution. Dans l'organe électrique, toutes les lames ont été blanchies; toutes ont donc été atteintes, et cependant à l'examen microscopique elles ont des aspects fort différents ; bien plus, dans une même lame, il y a des parties qui présentent très-nettement l'image dont je vais vous entretenir, tandis que sur des parties voisines il s'en montre une autre.

Le fait qui avait excité mon admiration en juillet 1875 était le dessin des arborisations nerveuses réservées en blanc sur un fond coloré. Mais, avant de vous le décrire, il faut que je vous parle du résultat que j'ai obtenu dans ce qui était proprement l'objet de ma recherche : l'existence ou l'absence de cellules autour des noyaux. Dans les parties où les arborisations nerveuses sont nettes, les noyaux ne le sont pas, tandis que, réciproquement, lorsque les noyaux se voient nettement, les arborisations sont indistinctes. Choisissons un endroit qui présente ce dernier caractère. Les noyaux, réservés en blanc sur un fond noir granuleux, apparaissent comme des cercles absolument incolores, limités directement par les granulations de la substance environnante. Dans certains points, par suite du retrait de cette substance, ils sont entourés d'un espace clair, mais c'est là une exception. On est donc conduit à admettre que les noyaux de la couche intermédiaire ne sont pas contenus dans des cellules spéciales, mais sont simplement logés dans la substance qui constitue cette couche. Celle-ci doit être considérée, par conséquent, comme une lame cellulaire à

plusieurs noyaux, ou, si vous préférez, comme une cellule à noyaux multiples. Les cellules de ce genre ne sont pas rares dans l'organisme[1].

Je reviens maintenant aux terminaisons nerveuses proprement dites. Sous plusieurs de ces microscopes, j'ai disposé des préparations où vous reconnaîtrez l'arborisation qu'elles forment. A partir des ramifications en bois de cerf,

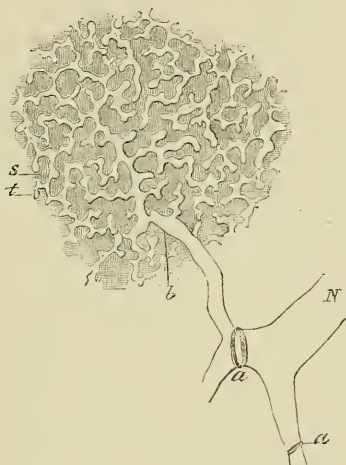


Fig. 5. — Lame de l'organe électrique de la torpille, imprégnée d'argent et examinée par sa face ventrale. — N, fibre nerveuse de second ordre; *a*, anneaux terminaux de la gaîne secondaire; *b*, dernière branche nerveuse; *t*, arborisation terminale; *s*, substance intermédiaire.

vous verrez les fibres nerveuses présenter des divisions dichotomiques de plus en plus délicates, qui se poursuivent en donnant finalement naissance, comme Remak l'avait reconnu, à des rameaux qui se terminent par des extrémités libres en pilons, bourgeons ou boutons. C'est là le fait que j'ai observé en 1875. A cette époque, je ne connaissais que les

[1] Les faisceaux primitifs des muscles striés constituent des exemples très-remarquables de cellules à noyaux multiples, et le rapprochement que l'on peut faire à ce propos entre la lame électrique et le faisceau musculaire n'est pas sans intérêt au point de vue de l'anatomie et de la physiologie générales.

recherches de Kölliker, de Max Schultze et de Boll; je n'avais pas lu le travail de Remak. Quand j'en ai pris connaissance, j'ai admiré plus que jamais la finesse et la sûreté d'observation de cet histologiste remarquable. Je ne comprends pas comment, sans objectifs suffisants, sans bons réactifs, malgré les nombreuses causes d'erreur qu'il avait à éviter, il a pu reconnaître ce mode de terminaison par des extrémités libres, que ses successeurs ne sont plus arrivés à distinguer.

Il nous reste à déterminer maintenant si les ramifications se terminent toutes par des bourgeons ou si quelques-unes s'anastomosent entre elles. Quoiqu'il soit possible de suivre les contours d'arborisations terminales complètes où toutes les mailles sont ouvertes, on en rencontre cependant d'autres où, en examinant attentivement, on distingue des mailles fermées, soit que le nitrate d'argent ait épargné une portion du fond située entre deux bourgeons libres, soit que réellement il y ait des anastomoses entre les rameaux de l'arborisation. Comme, d'autre part, il n'est pas absolument certain que le nitrate d'argent n'ait pas coloré quelques portions des terminaisons nerveuses et n'ait par conséquent pas interrompu des mailles fermées qui existaient réellement, il reste sur l'exactitude absolue de la disposition observée un certain doute, malgré que les préparations soient parfaitement nettes et claires. Pour écarter ce doute, nous ferons de nouvelles préparations au moyen de méthodes différentes. Mais avant d'aller plus loin, je dois vous parler des autres détails que l'on reconnaît dans les lames électriques après qu'elles ont été traitées par le nitrate d'argent.

Un premier fait, qui acquerra une certaine importance lorsque nous nous occuperons des terminaisons nerveuses dans les muscles, est le suivant :

Dans une préparation bien réussie, tandis que sur la face ventrale les arborisations seront nettement dessinées, vous

observerez par transparence des figures à contour plus vague, également réservées en clair, et semblables à celles que donneraient des vaisseaux et des nerfs. En employant un objectif fort, vous reconnaîtrez que ces figures se trouvent sur la face dorsale de la lame. En voici l'explication : comme vous le savez, c'est par leur face dorsale que nous avons attaqué les lames électriques avec le nitrate d'argent. Il en résulte que, si un objet quelconque s'est trouvé en contact avec cette face dorsale, il a dû la garantir plus ou moins de l'action du réactif sur toute l'étendue qu'il occupait, et cette portion restée incolore donnera précisément l'image de cet objet. C'est pour cela que les ramifications vasculaires et nerveuses, qui se trouvent dans le tissu muqueux interposé aux différentes lames, dessinent leur silhouette sur la face dorsale de la lame inférieure, bien qu'elles ne lui appartiennent pas.

Un second détail a trait aux cellules connectives. Ces cellules sont ménagées en blanc sur fond brun, à condition que l'action du réactif n'ait pas été trop prolongée, car autrement elles finissent aussi par se colorer. Lorsque cette coloration se produit, elle commence par les bords de la cellule, qu'elle ronge pour ainsi dire peu à peu. C'est pour cela que les cellules observées après l'action du nitrate d'argent, dans l'organe électrique ou ailleurs, ont souvent des formes irrégulières qui ne sont pas en rapport avec leur disposition normale. Ce fait a été signalé par Schweigger-Seidel pour les cellules endothéliales.

Les vaisseaux capillaires qui se trouvent entre les lames montrent leur endothélium admirablement imprégné; c'est même dans l'organe électrique de la torpille que l'on obtient le plus aisément leur imprégnation.

Un autre détail est relatif à la gaîne des nerfs. Cette gaîne présente des lignes fines d'imprégnation correspondant

aux limites des cellules qui la doublent; mais elles sont beaucoup moins régulières que celles de l'endothélium vasculaire, et souvent elles manquent entièrement. Cependant, ce n'est pas là le fait le plus intéressant que l'on y remarque; celui sur lequel j'attirerai votre attention d'une façon toute spéciale est relatif à la terminaison de la gaîne secondaire. Vous vous souvenez d'avoir vu, sur une préparation à l'acide osmique conservée dans l'eau phéniquée que je vous montrais dans la dernière leçon, cette gaîne se terminer par un bourrelet arrondi qui entoure la fibre nerveuse (voy. p. 124). Ici, à la place de ce bourrelet, se dessine un anneau noir très-net, analogue à celui que présentent les fibres nerveuses à myéline au niveau des étranglements (voir fig. 5, p. 145 et Pl. V, fig. 6). Je donnerai à ces anneaux le nom d'*anneaux terminaux* de la gaîne secondaire.

Avant d'en finir avec les observations que l'on peut faire à l'aide du nitrate d'argent, je dois encore vous parler de son action sur les étranglements annulaires. Il est très-rare que cette action s'y manifeste; la gaîne secondaire les protége et empêche l'argent d'arriver jusqu'à eux. Lors même qu'ils sont atteints, ils ne forment qu'une tache irrégulière noirâtre, au lieu de la croix caractéristique que nous connaissons. De plus, ni dans les cylindres-axes des tubes à myéline, ni dans les cylindres-axes nus des fibres de second ordre, dont la forme aplatie serait favorable à leur étude, je n'ai pu apercevoir les stries transversales de Frommann.

TRENTIÈME LEÇON

(10 AVRIL 1877)

Terminaison des nerfs dans l'organe électrique de la torpille.

Étude de l'arborisation terminale au moyen de l'acide osmique, avec virage subséquent à l'or pour augmenter la coloration. — Détails du procédé. — Résultats : inégalité de la coloration dans les différentes parties. — Terminaisons libres et anastomoses. — Ponctuation sur toute la surface, aussi bien entre les branches de l'arborisation terminale que sur ces branches.

Étude de l'arborisation terminale au moyen de l'hématoxyline. — Avantages de cette matière colorante constatés dans les fibrilles musculaires. — Détails de son application. Elle réussit après l'action de l'acide osmique. — Résultats : l'arborisation, très-nette, se termine surtout par des extrémités libres, mais il existe aussi des anastomoses. — La ponctuation se montre sur les branches de l'arborisation et en dehors d'elles. — Explication de ce fait par l'implantation oblique des cils aux extrémités des bourgeons.

Étude des lames électriques à l'état frais. — Nécessité d'employer un grossissement considérable pour en faire l'examen. — Confirmation des faits reconnus précédemment. — La réfringence des terminaisons nerveuses est plus grande que celle de la substance ambiante. — Mouvement brownien des grosses granulations. La couche qui les contient est liquide. — Les cils électriques ou dernières terminaisons nerveuses flottent dans un liquide.

Moyen de déterminer le point où les ramifications nerveuses pénètrent dans la lame électrique. — Observation d'une lame repliée. — Résultat : les ramifications en bois de cerf de Wagner ne sont pas encore contenues dans la lame. — Les ramifications nerveuses sont recouvertes d'une membrane qui donne au pli de la lame sur sa face ventrale une surface lisse. — Cette membrane est-elle l'expansion de la gaîne de Schwann?

MESSIEURS,

Nous avons vu, dans la dernière leçon, en examinant les effets de l'application du nitrate d'argent à la lame élec-

trique, que les résultats obtenus au moyen de ce réactif sont encore sujets à discussion pour ce qui concerne le mode de terminaison des nerfs. Cette méthode n'est donc pas définitive, et nous devons en employer d'autres pour arriver, s'il est possible, à une certitude complète.

L'acide osmique, bien qu'il colore en noir les cylindres-axes des nerfs des raies et des torpilles, ne donne pas à leurs dernières terminaisons dans l'organe électrique une coloration suffisamment intense pour permettre de bien juger de leur forme. Même lorsque l'on emploie un très-fort grossissement, l'œil hésite; on distingue bien des terminaisons nerveuses libres, mais il est impossible de se faire une conviction sur l'existence ou l'absence de branches anastomotiques. C'est cette difficulté qui m'avait inspiré l'idée de renforcer la coloration par le virage à l'or. Voici le procédé que j'avais employé. Après avoir fait dans les prismes de l'organe électrique une injection interstitielle avec une solution d'acide osmique à 2 pour 100, j'enlevais les portions de cet organe où elle avait pénétré, et je les plaçais pendant vingt-quatre à quarante-huit heures dans le même réactif. Je dissociais ensuite dans l'eau les lames électriques; puis, après les avoir isolées, je les disposais sur une plaque de verre et je laissais tomber sur elles quelques gouttes d'une solution de chlorure double d'or et de potassium à 1 pour 10 000. Je voyais alors la coloration grise être remplacée par une teinte violette : mais je n'obtenais pas toujours une action convenable du sel d'or.

Depuis cette époque, j'ai reconnu, en faisant de nouvelles préparations, qu'il n'est pas nécessaire d'employer le chlorure double d'or et de potassium à une dose aussi faible, et qu'en opérant avec une solution à 1 pour 1000, ou même avec une solution à 1 pour 100, on obtient des résultats tout aussi satisfaisants. Vous voyez que la marge est grande, et

qu'il n'est pas besoin de titrer bien exactement la solution dont on fait usage. Je vais vous indiquer les détails du procédé et les conditions du succès. Il importe d'abord qu'il y ait la plus grande quantité possible d'acide osmique réduit, car l'or ne se fixe que sur les points où il se trouve de l'osmium ; on doit donc se servir, pour l'injection interstitielle, d'une solution forte, à 2 pour 100. Ensuite il faut enlever des morceaux de l'organe très-petits et les laisser plongés dans la solution d'acide osmique pendant quarante-huit heures. Après avoir dissocié les lames électriques, il convient de les laver à plusieurs reprises dans de l'eau distillée; on les conserve dans de l'alcool au tiers. Il m'a semblé que les lames électriques qui ont séjourné dans ce dernier liquide pendant quelques jours donnent sous l'influence du sel d'or de meilleures préparations que celles qui sont soumises directement à l'action de ce réactif.

Les lames électriques sont disposées sur la plaque de verre, la face ventrale en haut, et régulièrement étendues. Il ne faut pas se servir à cet effet de la demi-dessiccation, car l'emploi de ce procédé permettrait de faire des objections sur la valeur des résultats obtenus. On verse sur la préparation quelques gouttes d'une solution de chlorure double d'or et de potassium à 1 pour 100 ou à 1 pour 200, et l'on voit presque immédiatement se produire des changements de coloration. Ces changements de coloration ne sont pas constamment les mêmes : quelquefois ils sont à peine appréciables ; d'autres fois la lame prend une couleur verte plus ou moins foncée; d'autres fois encore, une teinte bleue ou violette, qui peut avoir les intensités les plus variées ; enfin, lorsqu'il s'est produit, par l'action des aiguilles, une déchirure de la lame électrique, les lèvres de cette déchirure sont généralement verdâtres. Je vous indique tous ces détails pour vous montrer combien cette méthode est incer-

taine. Les lames qui ont pris la couleur violette sont les meilleures pour l'observation. Après en avoir enlevé par un lavage à l'eau le surplus du réactif, on les monte dans la glycérine ou dans le baume du Canada.

Examinons une préparation faite suivant cette méthode, et portons notre attention sur les dernières ramifications nerveuses. Nous les verrons se terminer en boutons. Nous remarquerons aussi des anastomoses, mais plus rares que dans les préparations faites à l'aide du nitrate d'argent. Nous distinguerons sur l'arborisation terminale la ponctuation que nous connaissons, et en même temps nous observerons des points colorés par l'or disséminés entre les branches de l'arborisation.

Nous trouvons donc dans ces préparations la confirmation des résultats fournis par l'application du nitrate d'argent, mais elles sont encore sujettes à bien des objections. L'action des sels d'or est en effet si variable que certaines parties pourraient avoir été colorées sans appartenir à l'arborisation nerveuse, tandis qu'inversement des branches nerveuses de celle-ci seraient demeurées incolores. Par conséquent, les mêmes doutes dont je vous ai parlé à propos des préparations à l'argent persistent encore, et pour les dissiper il est nécessaire d'employer d'autres méthodes.

Au lieu de continuer à me servir des sels métalliques, j'ai eu recours à une matière colorante de laquelle j'attendais de bons résultats, parce que je connaissais l'intensité de son pouvoir colorant pour l'avoir remarqué sur d'autres parties très-fines et délicates, les fibrilles musculaires de l'hydrophile. Cette matière est l'hématoxyline. Je vous donnerai d'abord quelques renseignements sur la manière de l'employer. Dans une solution d'alun

à 1 pour 200 on verse goutte à goutte une solution forte d'hématoxyline cristallisée dans l'alcool absolu. Le liquide acquiert une teinte violacée, d'abord peu marquée, mais qui s'accentue de plus en plus dans les jours suivants, en même temps qu'il s'y fait un précipité. Au bout de quelques jours, il est d'un beau violet. C'est alors seulement qu'il possède les propriétés colorantes les plus intenses, et qu'il agit avec le plus d'élection sur les éléments des tissus.

Vous pourrez juger de la netteté de cette élection et de l'intensité de la couleur produite sur les fibrilles des muscles de l'aile de l'hydrophile dans une des préparations que j'ai disposées sous ces microscopes. Je dois vous dire comment cette préparation a été obtenue. Les muscles de l'aile enlevés à l'animal ont été d'abord plongés dans l'alcool au tiers, où ils ont séjourné pendant 24 heures; puis ils ont été dissociés sur une lame de verre en employant le procédé de la demi-dessiccation; ensuite, on y a versé une ou deux gouttes de la solution d'hématoxyline; après quelques minutes la coloration a été produite. Alors, la préparation a été largement lavée à l'eau et montée, après déshydratation, dans le baume du Canada. On y distingue (voy. Pl. VI, fig. 4 *a*) avec la plus grande netteté les disques minces et les disques épais colorés en beau violet, tandis que les espaces clairs des deux côtés du disque mince sont restés parfaitement incolores. On aperçoit également la strie médiane transversale plus claire du disque épais. Tous ces détails sont déjà nettement visibles à un grossissement de 150 diamètres, tandis que, pour les reconnaître sur des fibrilles vivantes, il fallait jadis employer de très-forts grossissements, malgré lesquels les faits n'étaient pas encore établis d'une façon indiscutable.

Ces résultats m'ont déterminé à appliquer l'hématoxyline aux lames électriques, dans l'espérance de voir cette sub-

tance colorer les ramifications nerveuses en laissant incolores les parties intermédiaires. Après avoir appliqué sans succès ce réactif aux lames fraîches, je l'ai employé après l'action de l'alcool au tiers, de l'alcool fort et de solutions variées d'acide picrique, mais aucun de ces procédés ne m'a donné un résultat satisfaisant. Cela tient à ce que ces liquides exercent une action perturbatrice sur les dernières ramifications nerveuses et altèrent la forme de ces organes délicats. Il n'y a guère que l'acide osmique qui conserve cette forme dans toute son intégrité, mais je n'avais pas songé d'abord à l'essayer, parce que je savais combien il est difficile ensuite de colorer les tissus. Depuis lors j'ai reconnu que, quand son action n'a pas été trop forte et que les éléments sont simplement fixés sans être noircis, la coloration par l'hématoxyline n'en est pas empêchée.

Voici maintenant les détails du procédé : après que l'on a pratiqué dans l'organe électrique une injection interstitielle d'acide osmique à 1 pour 100, la portion atteinte est enlevée et plongée dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100 pendant plusieurs jours ou plusieurs semaines ; on peut même l'y conserver plusieurs mois. Les lames électriques contenues dans les prismes ont été attaquées à des degrés divers par l'acide osmique, qui a fixé et noirci le plus fortement celles qui se trouvaient immédiatement au voisinage de la pointe de la canule, tandis qu'au delà son action a été affaiblie progressivement. L'isolation de ces lames doit être pratiquée dans l'eau ; on sépare quelques-unes de celles qui se trouvent à la limite de la portion atteinte par l'osmium. Parmi elles il faut alors choisir, et c'est là le point important, celles qui sont dans de bonnes conditions pour la coloration ; il est nécessaire, en effet, que l'acide osmique les ait fixées, mais qu'il ne les ait pas trop fortement attaquées. Pour le reconnaître, on dispose les la-

mes électriques sur une plaque de verre, et on les examine avec un grossissement de 150 diamètres; celles qui présentent le granulé fin régulier caractéristique de l'arborisation terminale sont les meilleures; on les étale sur la plaque de verre, et on verse sur elles quelques gouttes de la solution d'hématoxyline. Au bout de deux à trois minutes, la coloration est généralement produite. On peut du reste juger si elle est suffisante en examinant la lame électrique après l'avoir lavée avec de l'eau ordinaire; si elle ne l'est pas, il faut faire agir de nouveau la matière colorante. Finalement la préparation est montée dans la glycérine ou dans le baume du Canada, en suivant les procédés classiques. Le baume me paraît préférable à la glycérine; il conserve mieux la couleur et rend les parties plus transparentes.

A un grossissement de 500 à 600 diamètres, vous verrez l'arborisation terminale violette, très-nettement délimitée, se détacher sur les parties intermédiaires à peine colorées (Pl. V, fig. 4). En suivant les ramifications nerveuses, vous reconnaîtrez que presque toutes se terminent librement, mais vous observerez aussi quelques anastomoses. Ces dernières sont moins nombreuses que sur les préparations au nitrate d'argent, mais elles existent réellement.

Les points qui correspondent aux cils électriques vus de face sont colorés en bleu, et s'aperçoivent, de même que dans les préparations au chlorure d'or, non-seulement sur toutes les ramifications terminales, mais encore, en dehors de ces ramifications, dans la substance intermédiaire. Cette dissémination de la ponctuation dans toute l'étendue des lames électriques a une certaine importance, et s'explique si l'on rapproche cette observation de celle que nous avons faite sur des coupes transversales de ces lames. Sur ces coupes, vous vous en souvenez, les cils électriques paraissent tous à égale distance les uns des autres et donnent lieu à une image

régulière. Or, s'il y avait des cils électriques seulement au-dessous des différentes ramifications nerveuses, ils devraient former des groupes, entre lesquels on pourrait distinguer des espaces intermédiaires qui en seraient dépourvus. Il faut donc admettre, pour expliquer la régularité des palissades, que les cils qui sont sur les bords et aux extrémités des ramifications nerveuses sont très-légèrement obliques en dehors, de manière que leurs boutons terminaux, empiétant un peu sur les espaces intermédiaires toujours très-petits, arrivent à être aussi rapprochés de ceux de la branche voisine qu'ils le sont les uns des autres. C'est ce qui existe en réalité; les cils n'étant nettement indiqués en effet que par leurs boutons terminaux, la distance égale de ces derniers suffit à produire la régularité des palissades. D'autre part, sur les vues de face, c'est également le bouton terminal du cil, et non la coupe optique de sa tige, qui est représenté par la ponctuation; et c'est ce qui explique pourquoi nous apercevons un certain nombre de points en dehors des arborisations terminales. Ils correspondent aux boutons des cils implantés obliquement.

Je passe maintenant à une observation que j'ai réservée pour la fin de cette étude, celle des lames électriques à l'état frais.

Il n'est pas difficile d'en exécuter des préparations. On enlève, en employant le procédé de Savi (voy. p. 90), de petits fragments de l'organe électrique, que l'on dissocie rapidement sur la plaque de verre et sans addition d'aucun liquide et que l'on recouvre d'une lamelle de verre. Cette opération doit être exécutée très-rapidement. La préparation étant bordée à la paraffine, on y cherche une lame électrique bien isolée se présentant par sa face ventrale. On

applique alors à l'étude de cette lame un grossissement considérable. A cet effet, je vous recommande l'objectif n° 12 à immersion de Hartnack et Prazmowski ; un bon éclairage est nécessaire.

C'est une observation délicate ; elle exige une mise au point très-exacte, car la moindre action sur la vis micrométrique change complétement l'aspect de la préparation.

Lorsque l'on examine ainsi dans son propre plasma une lame électrique, on y voit très-distinctement les branches de l'arborisation nerveuse, et on remarque qu'elles deviennent claires quand on éloigne l'objectif, obscures quand on le rapproche. Elles se comportent donc comme des corps convexes plus réfringents dans un milieu moins réfringent. Si l'on met ensuite l'objectif exactement au point sur les branches de l'arborisation, on constate qu'elles ont une disposition semblable à celle que nous leur avons reconnue dans les préparations faites au moyen de l'hématoxyline. On y constate également l'existence de quelques anastomoses entre les terminaisons nerveuses. Lorsque l'on abaisse légèrement l'objectif, la ponctuation apparaît avec une admirable netteté.

A côté de ces faits qui nous étaient déjà connus, il en est un autre dont l'importance est considérable et que l'on ne peut observer que sur les lames électriques fraîches. Les granulations, qui se trouvent avec les noyaux dans un plan inférieur à la ponctuation, sont agitées du mouvement brownien. Cette observation établit que la couche intermédiaire est liquide ou semi-liquide ; les méthodes que nous avions appliquées jusqu'ici ne nous avaient pas permis de le reconnaître, parce que toutes les substances mises en usage pour conserver les lames coagulent les substances albuminoïdes qu'elles contiennent et y fixent toutes les granulations. C'est donc dans une masse liquide, qui constitue la

plus grande partie de la couche intermédiaire, que sont plongés les cils électriques.

Avant d'aller plus loin, j'ai à vous parler de deux questions que j'ai laissées de côté chemin faisant, pour ne pas embrouiller davantage cet exposé déjà assez complexe. J'y reviens ici, fidèle à ma méthode, qui est de vous exposer les problèmes tels qu'ils existent dans la science, ou tels qu'ils se présentent à mon esprit, lorsqu'ils n'ont pas encore été posés dans la science.

Il s'agit, en premier lieu, de rechercher quel est le point où, après s'être divisées, les ramifications nerveuses pénètrent dans la lame électrique ; en second lieu, de déterminer si les dernières ramifications nerveuses sont libres ou si, au contraire, elles sont comprises dans une membrane ou un ciment intermédiaire qui les unirait pour former une couche continue.

Il paraît d'abord très-facile de répondre à la première de ces questions. Il suffit, semble-t-il, d'observer les ramifications nerveuses et de les suivre dans toutes leurs divisions successives, pour arriver sans difficulté au point où elles pénètrent dans les lames électriques. Lorsque nous examinons attentivement une de ces lames, nous voyons, il est vrai les fibres nerveuses se diviser et se subdiviser jusqu'aux ramifications en bois de cerf de Wagner, et ces dernières se perdre peu à peu dans l'arborisation terminale ; mais on ne saurait dire, même sur les meilleures préparations, quel est le point précis où ces fibres sont dans la membrane, si c'est au niveau de l'anneau terminal de la gaîne secondaire, si c'est en deçà ou au delà. Nous pouvons constater, il est vrai, que les ramifications en bois de cerf sont sur un plan un peu plus superficiel que celui de l'arborisation ter-

minale, mais cela ne prouve pas qu'elles soient en dehors de la lame électrique, car elles pourraient aussi bien s'y mouler en demi-relief, et par conséquent y être comprises, tout en présentant une saillie.

D'autre part, bien que l'on reconnaisse, sur des coupes transversales, les petites fibres nerveuses qui cheminent entre deux lames, je n'ai jamais pu distinguer exactement le point où elles pénètrent.

Pour résoudre cette difficulté, il fallait donc recourir à d'autres méthodes. Après en avoir essayé plusieurs, je me suis arrêté à la suivante : ayant isolé dans l'eau une lame électrique fixée par l'action de l'acide osmique, je l'ai pliée sur sa face dorsale de manière à dégager sa face ventrale sur le bord même du pli. En examinant la préparation que j'ai faite ainsi (voy. Pl. V, fig. 2), vous constaterez que toutes les ramifications nerveuses, jusqu'aux extrémités des bois de cerf de Wagner, sont en dehors de la plaque ; sur le bord lisse du pli, en effet, vous verrez des rameaux nerveux faisant saillie et séparés de ce bord par un espace transparent, et, en les suivant sur la surface de la lame, vous leur reconnaîtrez la forme caractéristique signalée par Wagner.

La seconde question que nous nous sommes posée, à savoir si les arborisations terminales sont simplement appliquées sur la face ventrale de la lame électrique, ou si elles sont comprises dans un ciment qui en ferait une membrane continue, ne peut pas être résolue par des préparations d'ensemble, parce que, les différentes couches y étant superposées, il est impossible de distinguer suffisamment tous les détails de la lamelle nerveuse. Mais on obtient souvent, sur le bord d'un fragment de la lame électrique dissociée, des régions où la lamelle nerveuse existe seule, les autres ayant été arrachées, et où elle peut dès lors être soumise à une observation exacte. Il est nécessaire que la préparation soit

colorée, mais on ne doit pas employer à cet effet l'hématoxyline, attendu que cette substance laisse très-souvent une pellicule que l'on prendrait à tort pour une membrane placée entre les branches de l'arborisation terminale. Cette cause d'erreur n'existe pas lorsque les tissus ont été colorés au moyen du chlorure double d'or et de potassium après l'action de l'acide osmique. Sur la préparation que j'ai faite par ce dernier procédé et que vous allez étudier (voy. Pl. V, fig. 7), vous verrez la lamelle nerveuse, isolée sur une certaine étendue, montrer ses ramifications terminales colorées en violet; entre elles vous distinguerez une substance incolore dont le bord bien visible unit les extrémités brisées des ramifications et forme avec elles une ligne continue. Il y a donc en réalité une sorte de membrane dans laquelle se trouve comprise l'arborisation terminale.

Revenons maintenant à l'une des préparations que je vous ai montrées précédemment, celle où la lame a été pliée sur sa face ventrale; vous y reconnaîtrez un fait intéressant. A l'exception des quelques points sur lesquels font saillie les rameaux nerveux, la surface du pli est absolument lisse, comme s'il était fait sur une membrane vitrée. C'est cependant à cette face de la lame électrique que Remak a donné le nom de face rugueuse, mais il l'a appelée ainsi parce que, à un faible grossissement, les fibres nerveuses qui l'atteignent la font paraître inégale. A un fort grossissement, je le répète, excepté dans les points où ces fibres y arrivent, le pli que nous examinons forme une ligne absolument droite. Cette observation vient confirmer l'existence d'une membrane qui serait comprise entre les branches de l'arborisation terminale. En effet, si ces branches étaient simplement appliquées sur la face ventrale de la lame électrique, chacune d'elles devrait se dessiner sur le pli, qui

par conséquent serait rugueux[1]. Puisqu'il est au contraire lisse, la surface ventrale de la lame l'est également ; il faut donc, ou bien que l'arborisation soit prise dans un ciment, dans une sorte de vernis, ou bien qu'il y ait une mince membrane au-dessus de cette arborisation. Je ne puis résoudre directement ce dernier problème, mais j'ai cependant une hypothèse à vous présenter à son sujet. Lorsque nous nous sommes occupés de la terminaison en manchon de la gaîne secondaire (voy. p. 125), je vous ai dit que la membrane de Schwann se continue au delà, et que sa terminaison ultime nous est inconnue. Il serait possible que cette terminaison correspondît précisément à la portion lisse de la surface de la lame électrique, c'est-à dire que la surface ventrale de cette lame fût recouverte d'une lamelle extrêmement mince formée par l'ensemble des membranes de Schwann des différents tubes qui s'y rendent, et qui seraient étalées et soudées les unes aux autres.

[1] La figure 1 et la figure 5 de la planche I du mémoire de M. Schultze (nous en avons fait reproduire une à la fin de ce volume, Pl III, fig. 4 B), qui représentent des vues de profil des lames électriques, doivent donc être considérées comme de simples schémas, correspondant peut-être à la définition de Remak et certainement à la manière inexacte dont Max Schultze envisageait la lame électrique.

TRENTE-ET-UNIÈME LEÇON

(12 AVRIL 1877)

Organe électrique de la torpille.

Cloisons des prismes. — Injection interstitielle de bleu liquide additionné de gélatine. Coupes parallèles à l'axe des prismes sur l'organe durci. Écartement et dissociation partielle à l'aide des aiguilles. — Résultats : les cloisons sont composées de lamelles dont les centrales sont épaisses, les marginales plus minces. — Chaque prisme est entouré d'une gaîne intime. — Toutes ces membranes connectives, depuis les plus centrales jusqu'à la gaîne intime, s'anastomosent pour former un système de tentes, comme dans la gaîne lamelleuse des nerfs. — Elles sont formées de tissu conjonctif, et leur texture diffère suivant que l'on considère les unes ou les autres.

Rapports de la gaîne intime des prismes avec les lames électriques. — Opinion de Kölliker et de Max Schultze à ce sujet. — Observation directe du mode d'attache des lames à la gaîne intime des prismes sur des coupes parallèles à l'axe et perpendiculaires à l'une des faces d'un prisme. — Forme des bords des lames. — Toutes les faces dorsales des lames d'un prisme sont en contact les unes avec les autres. — Importance de ce fait pour la physiologie.

Nerfs de l'organe électrique. — *Dissociations.* — Gaîne secondaire des tubes nerveux. — Cause pour laquelle elle ne revient pas s'appliquer exactement sur ces tubes lorsqu'il sont compris dans les lames. — Existence de cette seconde gaîne sur toute la longueur des tubes nerveux depuis leur origine.

Étranglements annulaires deux fois plus rapprochés sur les tubes nerveux des nerfs électriques que dans les autres nerfs. — Diamètre égal de tous les tubes des nerfs électriques. — Rapports de ces dispositions avec le rôle physiologique de ces nerfs.

Messieurs,

Nous avons discuté dans les dernières leçons toutes les questions relatives à la structure des lames électriques et au mode de terminaison des nerfs dans ces lames.

Le programme que nous nous sommes tracé au sujet de l'organe électrique comprend, en outre, le rapport des lames entre elles et avec la paroi des prismes, la disposition des nerfs et des vaisseaux, et enfin les indications physiologiques que dans l'état de la science il est possible de tirer des faits histologiques établis. Pour le remplir, nous devrons étudier d'abord les cloisons des prismes, attendu qu'il faut que nous en connaissions la disposition et la structure, avant de rechercher le rapport que les lames électriques affectent avec elles.

Sur une coupe horizontale de l'organe électrique frais, les cloisons se montrent sous la forme de bandes blanchâtres et opaques qui tranchent sur le contenu translucide et rosé des prismes. Lorsque l'on a pratiqué dans l'organe une injection de bleu de Prusse additionné de gélatine, on constate qu'une portion plus ou moins considérable de cet organe (cela dépend de la quantité de la masse injectée) a pris une coloration bleue. En faisant ensuite une coupe horizontale au niveau des parties où la gélatine a pénétré, on reconnaît que la coloration n'est pas répartie également; les prismes, restés à peu près incolores, sont séparés les uns des autres par des lignes bleues. La matière colorante a donc pénétré surtout dans les cloisons, et, si la substance même des prismes paraît légèrement bleuâtre, cela tient en partie à ce qu'elle est translucide et laisse apercevoir la couleur des portions situées plus profondément.

Cette observation nous apprend que les éléments connectifs qui constituent les cloisons laissent facilement passer entre eux la masse injectée; mais elle ne nous renseigne pas sur la nature de ces éléments, et nous devons nous demander dès lors si ce sont de simples faisceaux de tissu conjonctif, ou si ce sont des lamelles membraneuses, comme celles de la gaîne des nerfs.

Pour répondre à cette question, il faut faire des coupes de l'organe électrique, après l'avoir convenablement durci par l'action successive du bichromate d'ammoniaque, de la gomme et de l'alcool. Les sections doivent être exactement parallèles à l'axe des prismes, c'est-à-dire perpendiculaires à la face dorsale de l'organe. Dans les préparations ainsi obtenues, vous reconnaîtrez, à un faible grossissement, les prismes avec leurs lames constitutives superposées comme les feuillets d'un livre. Bien que ces prismes aient tous le même diamètre, ils vous paraîtront de dimensions inégales, parce que les uns auront été atteints par le rasoir suivant leur plus grande largeur, tandis que d'autres, au contraire, auront été coupés plus loin de leur axe.

Étendons une des coupes que nous venons de faire sur une plaque de verre et agissons avec les aiguilles pour séparer deux prismes l'un de l'autre ; nous verrons apparaître entre eux un espace cloisonné. Si nous examinons plus attentivement cet espace, nous reconnaîtrons qu'il est occupé au milieu par une cloison épaisse d'apparence lamelleuse, de laquelle partent des cloisons secondaires qui vont, en s'anastomosant les unes avec les autres, rejoindre les deux prismes voisins. En agissant plus fortement avec les aiguilles, on parvient à isoler l'un ou l'autre des prismes; on remarque alors qu'il est revêtu d'une gaîne spéciale.

Cette observation nous autorise à distinguer deux parties dans le tissu conjonctif interprismatique : la cloison lamelleuse et la gaîne propre ou intime des prismes.

Sur les coupes dont je viens de vous indiquer le mode de préparation, et mieux encore après qu'on les a colorées avec l'hématoxyline ou le picrocarminate, on constate que ces cloisons lamelleuses sont constituées à leur milieu par des lames épaisses, tandis que, à mesure qu'on s'éloigne de

cette partie médiane, on en rencontre de plus en plus minces. Je désignerai les premières sous le nom de lames centrales ou basales et les secondes sous celui de lames marginales.

Occupons-nous d'abord des lames centrales ou basales. J'ai placé sous un de ces microscopes une préparation dans laquelle une de ces lames est disposée à plat. Voici le procédé à l'aide duquel elle a été obtenue. Après avoir pratiqué une injection interstitielle d'acide osmique à 1 pour 100 dans l'organe électrique d'une torpille vivante, j'ai enlevé la portion de cet organe atteinte par le réactif et je l'ai mise dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100, dans laquelle je l'ai laissée plusieurs mois. Le durcissement ayant ensuite été complété par l'action de la gomme et de l'alcool, des coupes perpendiculaires à la surface de l'organe ont été pratiquées. Ces coupes ont été placées dans l'eau distillée pendant quelques heures pour enlever la gomme, puis elles ont été colorées successivement par l'hématoxyline et l'éosine. Ensuite elles ont été dissociées avec les aiguilles, et par suite les lamelles, qui étaient de champ, se sont renversées, de telle sorte qu'elles sont maintenant vues à plat.

Vous reconnaîtrez facilement leur structure (voy. Pl. VI, fig. 1). Elles sont constituées par de gros faisceaux de tissu conjonctif faiblement colorés, d'une teinte gris de lin et s'entre-croisant en tous sens ; elles possédent en outre un réseau élastique composé de fibres volumineuses, colorées en rouge vif, fréquemment anastomosées, et le plus souvent de manière à présenter une disposition en croix. Enfin elles sont pourvues de noyaux aplatis, ovalaires ou arrondis, qui appartiennent évidemment à un endothélium.

Telle est la structure des lames les plus épaisses, qui constituent le centre des cloisons. A mesure que l'on en

examine de plus marginales, on voit les faisceaux conjonctifs devenir moins épais. Les fibres élastiques, de plus en plus fines, disparaissent bientôt, et, dans les parties de la cloison les plus rapprochées des prismes (je ne parle pas encore de leur gaîne intime) les faisceaux conjonctifs, devenus très-minces, s'anastomosent pour former un réticulum à petites mailles, analogue à celui du grand épiploon ou à celui de la face inférieure du centre phrénique.

La gaîne intime des prismes est formée par des fibres connectives fines, entre-croisées de manière à produire un treillis complexe. Cette gaîne s'anastomose avec les lamelles marginales de la cloison, de telle sorte que, depuis la paroi du prisme jusqu'au centre de la cloison interprismatique, toutes les lamelles sont unies par un système de tentes analogue à celui qui existe dans la gaîne lamelleuse des nerfs (voy. t. I, p. 210-212).

Maintenant que nous avons une connaissance exacte de la constitution de la cloison des prismes, nous pouvons nous occuper des rapports des lames électriques avec cette cloison, ou plutôt avec le feuillet de cette cloison qui en est le plus rapproché, c'est-à-dire avec la gaîne intime du prisme.

Lorsque je vous ai parlé des diverses opinions qui se sont produites dans la science au sujet des lames électriques, je vous ai dit que, pour Kölliker, les cloisons horizontales (ce que nous appelons les lames électriques) ne sont autre chose que des expansions du tissu conjonctif de la gaîne des prismes; au niveau de chaque lame, cette gaîne émettrait des faisceaux connectifs, qui en s'entre-croisant formeraient une membrane, sur la face inférieure ou ventrale de laquelle les nerfs viendraient se ramifier. Max Schultze, au con-

traire, se fondant sur ce que, dans un fragment de l'organe électrique soumis à l'ébullition prolongée dans l'eau, les lames, bien conservées, s'isolent complétement, a soutenu (voy. p. 99) que ces lames ne contiennent pas de tissu conjonctif, et qu'elles sont simplement soudées par leurs bords à la cloison des prismes.

Ni l'un ni l'autre de ces histologistes n'a observé directement la manière dont les lames s'attachent à la cloison des prismes de l'organe électrique. Cette observation peut être faite pourtant sur des coupes, mais, pour être démonstratives, elles doivent non-seulement être extrêmement minces, mais encore atteindre perpendiculairement l'une des faces latérales d'un prisme.

Avant de décrire ces coupes, je vous rappellerai que, dans chaque lame électrique, on doit distinguer la lamelle dorsale, la couche intermédiaire et la lamelle ventrale ou nerveuse ; nous allons, en effet, avoir à examiner comment ces différentes parties se comportent au niveau du point d'attache de la lame sur la cloison des prismes. Vont-elles simplement se souder à cette cloison, comme le croyait Schultze, ou s'y poursuivent-elles au moyen de fibres connectives, comme l'admet Kölliker ?

Sur la préparation que j'ai disposée devant vous (voy. fig. 6, p. 166), vous reconnaîtrez que la lamelle dorsale, arrivée au voisinage de la gaîne intime, se replie et se prolonge sur cette dernière pour se terminer brusquement au voisinage immédiat de la lame sous-jacente. La lamelle nerveuse l'accompagne et se replie avec elle. Les cils qui garnissent la face profonde de cette dernière se montrent encore au niveau du coude qu'elle forme et au commencement de sa portion réfléchie; mais ils diminuent progressivement de hauteur et finissent par disparaître. La couche intermédiaire s'amincit graduellement dans la portion ré-

fléchie de la lame; on y distingue encore les noyaux et les granulations caractéristiques.

Toutes les lames électriques se comportent de la même façon. Le profil des coupes de leurs portions réfléchies ne saurait être mieux comparé qu'à des pieds, le point où se ré-

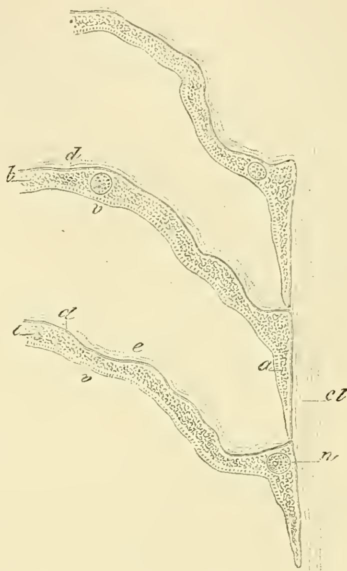


Fig. 6. — Attache des lames électriques de la torpille à la gaîne intime des prismes. — *cl*, gaîne intime du prisme ; *v*, lamelle nerveuse ou ventrale ; *d*, lamelle dorsale ; *e*, couche mince de tissu conjonctif qui double la lame du côté dorsal ; *b*, couche intermédiaire ; *n*, noyau de cette couche ; *a*, portion réfléchie de la lame.

fléchit la lame dorsale constituant le talon, celui où se réfléchit la lame nerveuse correspondant au cou-de-pied, et les extrémités des portions réfléchies des deux lames représentant la pointe du pied. Une préparation réussie montre ainsi sur bord de la cloison comme une succession de pieds mis bout à bout. Entre la pointe de l'un des pieds et le talon de l'autre, on voit passer un certain nombre de

fibres connectives qui, provenant de la gaîne intime, vont revêtir la face dorsale de la lame sur le talon de laquelle elles ont passé. Cette disposition coudée en forme de pied, que présentent sur une coupe les bords des lames, correspond en réalité à une bordure circulaire et verticale, de telle sorte que chaque lame électrique a dans son ensemble à peu près la forme d'un cristallisoir ou d'une feuille de nymphæa.

Je dois attirer votre attention sur un fait important que nous révèle cette observation : les lamelles dorsales de toutes les lames électriques d'un prisme sont en contact immédiat les unes avec les autres. En effet, entre l'extrémité réfléchie de l'une et le coude de celle qui est en dessous, il existe seulement quelques minces faisceaux de tissu conjonctif. J'aurai bientôt l'occasion d'utiliser ce fait, lorsque je vous présenterai quelques considérations sur le fonctionnement de l'organe électrique. Ces considérations, contrairement à la plupart des théories émises jusqu'ici, seront fondées sur une connaissance histologique exacte de l'organe.

Maintenant que le rapport des lames électriques avec la gaîne intime des prismes est bien établi, il vous sera facile de reconnaître ce qu'il y a de vrai et ce qu'il y a de faux dans les opinions de Kölliker et de Max Schultze. En réalité, tous deux avaient raison et tous deux avaient tort. Kölliker était dans le vrai en affirmant qu'il y a des faisceaux de tissu conjonctif qui passent de la gaîne du prisme dans la lame électrique, mais il était dans l'erreur en soutenant que ces faisceaux forment toute cette lame, à l'exception du réseau nerveux. En effet, non-seulement le tissu conjonctif ne constitue pas la lame électrique, mais il ne lui appartient même pas; il n'en est pas l'étoffe, il en forme simplement la doublure.

D'autre part, Schultze s'est trompé en supposant que les

lames électriques sont simplement soudées à la paroi des prismes. A ce propos, je vous ferai remarquer que les résultats qu'il a obtenus au moyen de l'ébullition ne sont pas aussi concluants qu'il l'a dit. J'ai répété son expérience et j'ai constaté, il est vrai, comme lui, que, sous l'influence de ce traitement, le tissu conjonctif se dissout, tandis que les lames résistent; mais il m'a été impossible de reconnaître si ces lames avaient réellement été séparées de leur point d'attache au prisme, ou si elles avaient été déchirées en quelque autre endroit de leur surface.

Occupons-nous maintenant des nerfs de l'organe électrique. Nous avons déjà examiné les tubes nerveux qui sont à la surface des lames de cet organe; je ne reviendrai pas ici sur tous les détails que je vous ai signalés à leur sujet (voy. p. 119); je me contenterai de vous rappeler les plus importants.

Nous avons reconnu que les tubes nerveux qui cheminent entre les lames électriques possèdent une double enveloppe; outre la gaîne de Schwann, qui se moule exactement sur la myéline, ils sont entourés d'une gaîne secondaire. J'ai comparé cette gaîne à la gaîne de Henle des petits nerfs périphériques, mais en faisant des réserves sur l'analogie morphologique de ces deux gaînes, et j'ai renvoyé à plus tard la discussion de cette question.

La gaîne de Henle revient sur elle-même en embrassant étroitement les tubes qu'elle revêt; elle n'est nettement visible qu'au niveau des étranglements annulaires. Dans les lames électriques, au contraire, la gaîne secondaire laisse toujours un espace relativement considérable entre elle et le tube nerveux. Cette gaîne, en effet, étant unie intimement au tissu muqueux dans lequel elle est plongée, ne

peut revenir sur le tube nerveux qu'elle entoure, et le liquide plasmatique ou additionnel vient remplir l'espace intermédiaire.

J'ai suffisamment insisté, à propos des lames électriques, sur les noyaux de cette gaîne, sur les lignes endothéliales qu'y dessine l'argent et sur sa terminaison. Je vous parlerai dans un instant de sa signification morphologique, mais auparavant je dois examiner les nerfs dans leur trajet depuis le lobe électrique jusqu'aux lames. Quant au lobe électrique lui-même, je ne m'en occuperai pas maintenant; j'en réserve l'étude pour le moment où je traiterai des centres nerveux.

Il n'est pas nécessaire d'employer une méthode spéciale pour étudier les nerfs électriques; celles que nous avons appliquées aux autres nerfs nous donneront d'excellents résultats. En premier lieu, nous pratiquerons des dissociations après une macération plus ou moins prolongée dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100 ou à 2 pour 100; nous la laisserons agir vingt-quatre heures, si nous tenons à ce que le nerf soit parfaitement fixé; et au contraire nous abrégerons beaucoup le séjour dans la solution, si nous voulons observer les incisures et pratiquer la coloration. Je n'insiste pas sur les détails de technique, pour lesquels vous avez tous les renseignements nécessaires. Je vous indiquerai seulement parmi les résultats obtenus quelques faits intéressants pour la physiologie et la morphologie des nerfs électriques.

Les tubes nerveux de ces nerfs examinés après dissociation possèdent, dans n'importe quelle portion de leur trajet, aussi bien dans les faisceaux dont ils font partie qu'entre les lames électriques, une double gaîne: la gaîne de Schwann et une gaîne secondaire. Il suit de cette observation qu'il n'y a plus lieu de chercher une analogie entre cette dernière

gaîne et la gaîne de Henle. La gaîne de Henle est, en effet, la dernière expansion terminale, l'expression la plus simple de la gaîne lamelleuse des nerfs. La gaîne secondaire, au contraire, ne peut être en quoi que ce soit une expansion terminale, puisqu'elle accompagne les tubes nerveux dans toute leur longueur. C'est là un point difficile à expliquer et sur lequel je reviendrai.

Il y a deux autres faits que nous révèlent les dissociations de ces nerfs et sur lesquels je désire attirer votre attention.

Le premier, c'est que, dans les nerfs de l'organe électrique, les tubes nerveux possèdent des segments interannulaires dont la longueur, toutes choses égales d'ailleurs, est deux fois moindre que dans les autres nerfs du même animal, ou en d'autres termes que les étranglements annulaires y sont deux fois plus rapprochés. Voici quelques chiffres à l'appui : sur une torpille de 58 centimètres de longueur, les tubes nerveux des nerfs électriques ayant 12 μ (millièmes de millimètre) de diamètre, les étranglements étaient distants de 500 à 600 μ. Dans un nerf mixte du même animal, sur un tube nerveux également de 12 μ de diamètre, la distance des étranglements était de 1200 μ. Sur une autre torpille, mesurant 60 centimètres de long sur 40 de large, les tubes des nerfs électriques avaient 20 μ de diamètre, leurs segments interannulaires avaient 1000 à 1150 μ (1 millimètre à 1^{mm},15) de longueur; sur un tube du nerf intercostal, qui avait également 20 μ de diamètre, les étranglements étaient distants de 2000 à 2250 μ.

Quelle est la raison de cette différence? On doit la chercher, selon moi, dans l'activité des nerfs électriques, qui est très-considérable, surtout si on la compare à celle des autres nerfs du même animal. La torpille est en effet un poisson assez peu actif; elle reste mollement couchée sur le

sable et s'en recouvre même quelquefois, passant des journées entières dans une immobilité si complète que sa vie ne se trahit que par ses mouvements respiratoires ; elle ne fait donc guère d'efforts musculaires, tandis qu'au contraire à certains moments elle déploie une force colossale sous la forme de décharges électriques. Or, si ce travail ne peut pas se produire sans échange de matériaux dans les nerfs; si, comme nous le savons (voy. t. I, p. 132), l'échange nutritif se fait presque entièrement au niveau des étranglements annulaires, il est clair que plus ces derniers seront rapprochés, plus l'échange des matériaux pourra se faire rapidement.

Pour donner de la valeur à cette manière de voir, d'après laquelle la longueur des segments serait en raison inverse de l'activité des nerfs, j'ai fait de longues recherches, qui ont porté non-seulement sur les poissons électriques, mais encore sur beaucoup d'autres animaux. Ces recherches ne sont pas encore suffisantes pour en énoncer le résultat comme une loi, mais jusqu'à présent je n'ai fait aucune observation qui m'ait obligé d'abandonner mon hypothèse.

Le second fait dont je dois vous parler est celui-ci : vous vous souvenez que dans les nerfs mixtes il y a de grandes différences entre les tubes qui les composent; on y rencontre, en effet, des fibres sans myéline et des fibres à myéline, et, parmi ces dernières, il en est qui possèdent les diamètres les plus variés. Dans les nerfs électriques au contraire, les fibres de Remak manquent complétement, et tous les tubes nerveux à myéline sont semblables; ils ont le même diamètre et leurs segments interannulaires sont de la même longueur. Cette unité de forme et de dimension de tous les tubes correspond à leur unité fonctionnelle.

Il est intéressant de constater ce rapport entre la morphologie et la physiologie, car on ne saurait le faire dans les

nerfs mixtes, dont les fibres nerveuses ne jouent pas toutes le même rôle. Les unes sont motrices, les autres sensitives; il y en a peut-être qui sont trophiques, vaso-motrices, thermiques, etc. En un mot, elles remplissent les fonctions les plus diverses; aussi ont-elles également une très-grande variété de formes. Mais, comme nous ne savons pas à quelle fibre est dévolue telle ou telle fonction, nous ne pouvons établir dans ces nerfs aucun rapport entre la fonction et la forme.

TRENTE-DEUXIÈME LEÇON

(17 AVRIL 1877)

Organe électrique de la torpille.

NERFS DE L'ORGANE ÉLECTRIQUE DE LA TORPILLE. — *Coupes transversales.* — Procédé de durcissement et manière de faire les coupes. — Constitution uniquement lamelleuse du tissu conjonctif de ces nerfs. — Conséquence de cette observation pour la signification morphologique de la gaîne secondaire des tubes nerveux : la gaîne secondaire correspond au tissu conjonctif intrafasciculaire proprement dit. — Confirmation de ce fait par l'étude de coupes transversales des petits faisceaux nerveux qui se trouvent dans les cloisons des prismes : chaque tube nerveux y est entouré d'une gaîne lamelleuse simple ou double.

Constitution fibrillaire du cylindre-axe révélée par l'aspect de sa coupe transversale.

Division des tubes nerveux. — Bouquets de Wagner. Branche mère et branches filles. — Gaîne lamelleuse de la branche mère : rapprochement de ses étranglements. — Mode de naissance des branches filles. Leur nombre. Leur diamètre. — Rapport de surface de l'ensemble de leurs sections avec la la section de la branche mère. — Situation des bouquets de Wagner dans la gaîne intime des prismes. — Disposition de la gaîne secondaire sur les différentes branches de ces bouquets. — Point d'entrée des tubes nerveux dans les prismes.

Vaisseaux sanguins. — Ils sont peu nombreux. — Les capillaires ne forment pas de réseaux complets dans les lames électriques.

MESSIEURS,

Nous devons continuer aujourd'hui l'étude des nerfs de l'organe électrique de la torpille. Nous avons constaté au moyen des dissociations deux faits très-importants : l'égalité de diamètre de tous les tubes nerveux et le rapprochement tout spécial de leurs étranglements annulaires. Nous allons

compléter ces observations en examinant les nerfs sur des coupes transversales.

Si, après avoir fait macérer un nerf électrique pendant huit à dix jours dans l'acide chromique à 2 pour 1000, on pratique des sections transversales sur différents points de sa longueur, on reconnaît que, au sortir de la boîte crânienne, ce nerf paraît formé d'un petit nombre de faisceaux assez volumineux, tandis que, sur un point plus éloigné, par exemple celui où il va entrer dans l'organe électrique, bien qu'il ait conservé le même diamètre, il est au contraire constitué par un nombre considérable de faisceaux plus petits. Dans les points intermédiaires, il présente naturellement une disposition intermédiaire également aux deux extrêmes que nous venons de signaler. Cette observation démontre que les faisceaux nerveux, au delà de la boîte crânienne, se divisent bientôt en un certain nombre de faisceaux plus petits.

En revanche, je ne crois pas qu'il y ait de divisions des tubes dans l'intérieur des troncs nerveux. Je n'en ai jamais rencontré dans les nerfs dissociés; du reste, l'égalité de diamètre de tous les tubes qui se rendent à l'organe électrique, quelle que soit la hauteur à laquelle on les considère, est peu favorable à l'hypothèse de leur bifurcation.

Passons à l'observation microscopique de coupes transversales des troncs nerveux. Pour obtenir le durcissement nécessaire à la bonne exécution de ces coupes, la macération pendant huit à dix jours dans l'acide chromique ne suffit pas; il faut, après avoir enlevé par le lavage à l'eau l'excès du réactif, compléter le durcissement par un séjour de vingt-quatre à quarante-huit heures dans l'alcool fort. Les sections doivent être faites au microtome, parce qu'il importe qu'elles soient bien régulières; elles sont colorées soit avec le picrocarminate, soit avec l'hématoxyline, soit successivement par

ces deux réactifs colorants. Sur la préparation qui est disposée devant vous, vous reconnaîtrez que le nerf tout entier est enveloppé d'une gaîne lamelleuse, de laquelle se dégagent des cloisons qui le divisent en autant de départements; ces cloisons, formées de lames connectives, émettent à leur tour des cloisons secondaires, et c'est dans les espaces limités par ces dernières ou même par des cloisons tertiaires que sont contenus les faisceaux nerveux. Chacun de ces faisceaux est entouré d'une première gaîne lamelleuse qui dépend du système général de cloisons du nerf, et d'une seconde gaîne, gaîne lamelleuse intime, qui correspond à celle dont je vous ai parlé en traitant des nerfs en général.

Par conséquent, dans les nerfs électriques de la torpille (et il en est de même dans les nerfs mixtes de cet animal et de tous les plagïostomes), tout le tissu conjonctif est sous forme de lames. Ces lames sont constituées par des faisceaux connectifs noyés dans une substance unissante, et elles sont recouvertes sur leurs deux faces d'une couche endothéliale qui leur forme un revêtement continu.

Cette observation présente un double intérêt. D'abord elle nous montre d'une manière beaucoup plus précise une disposition qui existe dans les nerfs des autres animaux, mais qui n'y est pas accusée aussi nettement. En second lieu, elle va nous permettre de saisir la signification morphologique de la gaîne secondaire des tubes nerveux. Lorsque je vous ai parlé de cette seconde gaîne qui existe chez les plagiostomes et chez quelques autres poissons, non-seulement aux terminaisons, mais dans l'intérieur même des troncs nerveux, j'ai réservé cette question pour plus tard; c'est ici le moment de la traiter.

Nous avons vu que chez les vertébrés en général les tubes nerveux sont accompagnés dans l'intérieur des faisceaux

par un nombre considérable de fibrilles connectives à direction longitudinale, qui forment le tissu intrafasciculaire proprement dit (voy. t. I, p. 224). Chez les poissons dont nous nous occupons ici, comme je viens de vous le faire remarquer, tout le tissu conjonctif périfasciculaire, au lieu d'être constitué par des fibres, est uniquement formé de lames ; il n'est pas étonnant que cette disposition s'étende au tissu intrafasciculaire, et que ce dernier possède également une disposition lamelleuse. La gaîne secondaire qui entoure chaque tube nerveux et le sépare des autres correspond donc aux fibrilles qui, chez les vertébrés en général, sont disposées entre les tubes.

L'hypothèse que je viens de vous exposer sur la signification de la gaîne secondaire des tubes nerveux chez les plagiostomes est confirmée par l'observation des petits rameaux nerveux qui se trouvent dans les cloisons des prismes, et sur lesquels on voit de la façon la mieux accusée ce qui n'est pas aussi nettement visible sur les gros troncs.

Pour faire cette observation, il faut commencer par pratiquer dans l'organe une injection interstitielle d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100 ou à 2 pour 100. Ce réactif se répand d'abord entre les différents prismes ; puis il diffuse dans les régions voisines ; tous les petits nerfs qui se trouvent dans la zone où il a pénétré en sont imbibés et leurs éléments sont fixés. Alors, à l'aide du scalpel, du rasoir ou des ciseaux, la portion d'organe atteinte par l'acide osmique est enlevée et placée dans l'alcool ; ensuite, pour lui donner une consistance suffisante, elle est mise dans la gomme et de nouveau dans l'alcool. Lorsque la pièce est bien durcie, on y pratique à main levée des coupes parallèles à l'axe des prismes. Ces coupes doivent être très-minces ; aussi, lorsqu'elles sont détachées, ne doit-on pas les mettre dans l'eau pour en enlever la gomme, car elles

se désagrégeraient. Elles sont placées directement sur la lame de verre avec une goutte d'eau seulement, et sont immédiatement recouvertes d'une lamelle de verre. Sur un des bords de celle-ci, on dépose une goutte d'un mélange à parties égales d'eau et de glycérine, tandis que sur le bord opposé on dispose une languette de papier à filtrer. Le passage de l'eau, même mélangée de glycérine, à travers la mince lame de tissu, suffit pour dissoudre la gomme.

Ces préparations vous permettront de reconnaître les coupes transversales de quelques-uns des petits faisceaux nerveux compris dans les cloisons. Dans l'intérieur de ces faisceaux, les tubes nerveux se comportent exactement de la même façon que les faisceaux eux-mêmes dans l'intérieur du nerf. Chacun de ces tubes, qui se reconnaissent nettement à leur gaîne médullaire colorée en noir par l'osmium, possède en effet une gaîne lamelleuse particulière, formée soit par une soit par deux ou trois lames distinctes (voy. Pl. VI, fig. 2).

Les coupes transversales des nerfs compris dans les cloisons de l'organe électrique nous révèlent encore un autre fait intéressant. En examinant à un fort grossissement les tubes nerveux qu'elles contiennent, vous verrez leurs cylindres-axes montrer sur leur surface de section un grand nombre de granulations ou de petits cercles. Ces petits cercles correspondent à la coupe transversale des fibrilles nerveuses primitives qui constituent les cylindres-axes.

Avant cette dernière observation, j'avais quelque peine, je l'avoue, à croire à la structure fibrillaire du cylindre-axe; mais, dans les nerfs de la torpille, cette disposition

est si nettement visible que je suis actuellement parfaitement convaincu que le cylindre-axe est un faisceau de fibrilles. C'est là une idée que Max Schultze a si souvent émise et défendue qu'il l'a pour ainsi dire faite sienne, bien qu'il n'en soit pas l'inventeur; l'étude attentive des faits me force de l'accepter aujourd'hui. Le faisceau de fibrilles, dont l'ensemble constitue le cylindre-axe, a comme enveloppe la partie réfléchie du protoplasma du segment interannulaire que j'ai désignée sous le nom de gaîne de Mauthner (voy. t. I, p. 87 et 88).

Cette digression était nécessaire, car lorsque j'ai fait avec vous l'étude des tubes nerveux des mammifères et des batraciens je n'avais pas résolu complétement la question de la constitution du cylindre-axe. Mes dernières préparations, que vous allez examiner, sont tout à fait démonstratives.

Je devrais maintenant, continuant l'analyse des coupes transversales des petits faisceaux nerveux, vous parler de leur situation dans la paroi des prismes de l'organe électrique; mais, avant d'y arriver, il est nécessaire que je vous indique certains faits que l'on y observe à l'aide d'autres méthodes.

Déjà, en 1847, R. Wagner, en enlevant avec des ciseaux courbes de petits fragments des cloisons des prismes, et en les examinant après les avoir légèrement comprimés, a reconnu que les tubes nerveux isolés qui y cheminent conservent le même diamètre ou même présentent un diamètre un peu supérieur à celui qu'ils avaient à leur origine, puis se divisent brusquement en un buisson ou un fagot de branches nerveuses.

Wagner a beaucoup insisté sur cette terminaison, qui l'avait frappé. Ce n'est pas que l'on ne connût à cette époque la

division des tubes nerveux, mais on n'avait pas encore vu un de ces tubes donner naissance à la fois à un aussi grand nombre de ramifications.

Cette disposition présente un grand intérêt. Je vous ferai remarquer tout d'abord qu'elle est particulière aux organes électriques. On voit, il est vrai, dans d'autres organes, un tube nerveux se diviser en deux, trois, quatre tubes secondaires, mais nulle part ailleurs on ne rencontre un pareil luxe de ramifications simultanées. Ce fait acquerra de l'importance, surtout quand nous le mettrons en rapport avec le mode d'activité spécial des organes électriques.

Analysons maintenant les faits observés par Wagner. Ces faits ont été à peu près complétement négligés depuis par les histologistes, à tel point que c'est le dessin même de R. Wagner que donne Max Schultze, dans son article classique sur les nerfs, publié dans le Manuel de Stricker[1]. On peut à bon droit s'étonner que cet histologiste, qui s'était beaucoup occupé des torpilles, n'ait pas dessiné lui-même quelques-unes de ces ramifications. Il est probable que, s'il l'avait fait, il serait arrivé à y reconnaître les étranglements annulaires, qui y sont si facilement visibles et si distincts.

Le procédé de Wagner, c'est-à-dire l'examen des cloisons enlevées avec des ciseaux sur l'organe frais, ne permettrait pas de conserver des préparations aussi nettes que celle que je mets sous vos yeux. Aussi ont-elles été faites d'une autre façon. Elles ont été obtenues au moyen de l'acide osmique.

Je vous ferai remarquer d'abord que, en plongeant des fragments de l'organe électrique dans une solution d'acide

[1] M. Schultze. *Ueber die Structurelemente des Nervensystems*. Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere, herausgegeben von S. Stricker, Leipzig. 1871. Fig. 25, p. 119.

osmique, on réussirait bien à noircir les nerfs, mais, comme les parties voisines seraient également colorées fortement, il serait difficile d'en faire ensuite des préparations démonstratives. Ici encore, il faut employer la méthode des injections interstitielles. Les cloisons des prismes étant spongieuses, le réactif y pénétrera en premier lieu, et il sera réduit tout d'abord par les éléments nerveux qui y sont contenus. Plus tard, quand la solution osmique arrivera jusqu'aux lames électriques, elle sera déjà diluée, et n'aura plus sur elles qu'une action légère.

Quelques minutes après l'injection, tous les éléments atteints seront fixés par l'osmium. Choisissant alors entre les prismes un interstice qui nous paraîtra bien coloré, nous pratiquerons avec des ciseaux des incisions verticales sur les trois cloisons qui vont se rendre à cet interstice. Ces incisions, faites à une certaine profondeur, isoleront un fragment de l'organe, qu'il sera facile de séparer complétement par une incision horizontale dans sa partie profonde. Ce fragment sera mis dans l'eau sans que l'on ait à craindre désormais de voir ce liquide altérer les éléments nerveux, et ensuite, au moyen de la pince, des aiguilles, des ciseaux et du pinceau, on enlèvera la plupart des lames électriques adhérentes aux cloisons. En procédant ainsi, on finira par obtenir des cloisons à peu près isolées des lames qui y adhéraient; on les étalera sur une plaque de verre et on les recouvrira d'une lamelle, sous laquelle on remplacera peu à peu l'eau par la glycérine. Il faudra avoir soin, dans ce cas particulier surtout, que ce dernier réactif pénètre sous la lamelle avec une extrême lenteur; en effet, les éléments étant très-peu fixés par l'acide osmique, il y a d'autant plus de danger qu'ils soient ratatinés ou racornis par la glycérine.

En examinant à un grossissement de vingt-cinq diamètres

une préparation faite de la sorte, nous verrons les rameaux nerveux qui se trouvent dans les cloisons se diviser en faisceaux de plus en plus petits, et donner finalement naissance à des tubes nerveux qui cheminent séparément les uns des autres. Après un certain parcours, chacun de ces tubes paraît se terminer par une ligne droite perpendiculaire ou légèrement oblique à sa direction, et de laquelle partent sur toute sa longueur des fibres secondaires disposées comme les dents d'un râteau. En observant à un grossissement un peu plus fort, on reconnaît que la ligne perpendiculaire, ou le bois du râteau, est formée par deux faisceaux de fibres, qui vont l'un à droite et l'autre à gauche du tube nerveux d'origine. Les fibres qui constituent chacun de ces faisceaux s'en séparent successivement en se coudant pour prendre des directions à peu près parallèles les unes aux autres. Du reste, cette direction dépend beaucoup de la manière dont on a fait la préparation.

Je donnerai à ces divisions nerveuses caractéristiques le nom de bouquets de Wagner. J'appellerai branche mère (A, fig. 7) le tube nerveux qui arrive jusqu'au bouquet pour s'y diviser, tandis que je nommerai branches filles (B, fig. 7) les nombreux rameaux qui émanent de son extrémité.

Étudions d'abord la branche mère. Elle est constituée par un tube nerveux qui, dégagé du faisceau dont il faisait partie, se montre entouré d'une gaîne lamelleuse épaisse, constituée par un grand nombre de lamelles superposées, à la manière de l'enveloppe des corpuscules de Pacini, et séparées les unes des autres par des revêtements endothéliaux continus. Cette gaîne présente deux couches distinctes : l'une externe, formée de lamelles plus épaisses, plus faciles à reconnaître; la seconde interne, composée de lamelles plus fines et plus ser-

rées. Au centre se distingue le tube nerveux muni de ses étranglements annulaires avec leur forme caractéristique, c'est-à-dire celle d'un renflement biconique très-apparent, sur les deux côtés duquel la myéline de chaque segment vient mourir en diminuant graduellement d'épaisseur (*e*, fig. 7).

En examinant la branche mère, vous serez frappés de

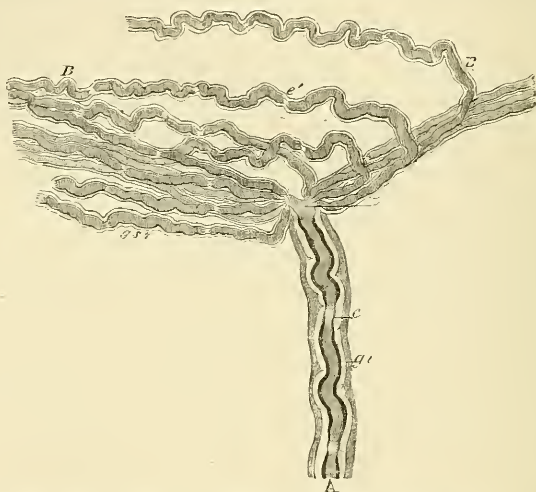


Fig. 7. — Bouquet de Wagner. — A, branche mère ; B, branches filles ; *e*, étranglement annulaire du tube nerveux de la branche mère ; *gl*, gaîne stratifiée ou lamelleuse de cette dernière ; *r*, renflement terminal du tube nerveux de la branche mère ; *e'*, étranglements annulaires des tubes nerveux secondaires ; *g s r*, gaîne secondaire des branches filles.

voir que, malgré le diamètre assez considérable de ce tube nerveux, les étranglements annulaires y sont très-rapprochés. Ainsi, sur un tube de ce genre, qui mesurait 20 à 25 μ de diamètre, j'ai trouvé la longueur des segments égale à 250 à 500 μ, tandis que, chez le même animal, sur un tube provenant des faisceaux qui se rendent à l'organe et ayant un diamètre de 15 à 20 μ, la longueur de ces segments était de 800 à 850 μ.

Les branches mères des bouquets de Wagner ont donc un diamètre supérieur à celui des tubes contenus dans les troncs nerveux qui se rendent à l'organe, et en même temps leurs segments interannulaires sont beaucoup plus courts (à peu près dans la proportion de 800 à 500).

De cette observation se dégagent deux conséquences importantes. Vous vous rappelez que, en étudiant chez différents vertébrés les tubes contenus dans les troncs nerveux, nous avons reconnu l'existence d'un rapport constant entre leur diamètre et la distance de leurs étranglements annulaires; plus un tube est mince, plus ses étranglements sont rapprochés. Il n'en est pas de même pour les tubes nerveux de l'organe électrique, et la disposition spéciale que nous y avons observée montre qu'il est impossible d'étendre aux terminaisons nerveuses la loi que je viens de formuler.

En second lieu, je signale à votre attention le rapport du diamètre de la branche mère avec celui des tubes contenus dans les troncs nerveux qui se rendent à l'organe. Cette augmentation d'épaisseur d'une fibre nerveuse à sa périphérie est un fait exceptionnel et isolé, déjà entrevu par Wagner, et dont l'intérêt tout spécial est relatif au mode de fonctionnement de l'organe électrique.

Passons maintenant aux branches filles. Nous aurons à nous occuper successivement de leur mode de naissance, de leur nombre et de leur diamètre. La branche mère se termine au niveau d'un étranglement annulaire qui fait défaut, c'est-à-dire que la myéline vient mourir des deux côtés du cylindre-axe, et que celui-ci se renfle en une sorte de bourgeon analogue au renflement biconique, mais plus volumineux. C'est sur ce bourgeon que viennent prendre naissance les branches filles. A leur origine, elles sont constituées par des cylindres-axes dépourvus de gaîne

médullaire, et c'est un peu plus loin seulement que la myéline commence à les revêtir d'une couche mince d'abord et qui augmente progressivement. En d'autres termes, ces fibres, lorsqu'on les suit du côté de leur origine, se comportent comme si le bourgeon était pour elles le renflement d'un étranglement annulaire.

Quelquefois, au lieu d'un bourgeon, il en existe deux, comme dans une des préparations qui sont placées sous vos yeux (fig. 7, p. 182), et de chacun d'eux partent un certain nombre de branches filles ou de tubes nerveux secondaires.

Dans les préparations faites comme je vous l'ai indiqué, les bouquets de Wagner ne se présentent pas toujours de profil ; quelquefois le bourgeon terminal se montre de face, et alors les différents tubes secondaires qui en naissent se séparent d'un point central pour aller en serpentant dans diverses directions, figurant ainsi comme une tête de Méduse.

Dans leur parcours ultérieur, les branches filles présentent des dispositions tout à fait analogues à celles des fibres nerveuses à myéline qui sont situées entre les lames électriques et que j'ai appelées, avec Wagner, fibres nerveuses de premier ordre (voy. p. 119). Je n'ai donc pas à y insister ici.

Le nombre des branches filles a été exactement apprécié par Wagner. Il en a compté 12 à 20. Il arrive parfois que la branche marginale du bouquet, celle qui va le plus loin, se divise en deux au moment où elle entre dans les prismes. Mais, avant de parler de ce mode de division et de la manière dont se comporte la gaîne à son niveau, il importe que je vous renseigne sur le diamètre des branches filles.

Ce diamètre est en général deux fois moins considérable que celui de la branche mère. Ainsi, cette dernière mesu-

rant par exemple 20 μ (millièmes de millimètre), les branches filles ont 10 μ de diamètre. Cette proportion nous conduit à penser que la masse nerveuse représentée par l'ensemble des branches filles est beaucoup plus considérable que celle de la branche mère. En effet, cette dernière ayant un diamètre de 20 μ, sa surface de section est environ de 300 μ carrés. Une branche fille ayant 10 μ de diamètre, aura une surface de section d'environ 75 μ; les vingt branches secondaires auront donc ensemble une surface de section de 1500 μ carrés, c'est-à-dire 5 fois plus considérable environ que celle de la branche qui leur a donné naissance.

Le résultat de ces mensurations acquerra une certaine importance quand nous nous occuperons de la physiologie de l'organe électrique.

Revenons maintenant à la question que nous nous sommes posée il y a un instant. Quelle est la situation des bouquets de Wagner par rapport aux prismes? Il nous est facile de constater qu'ils se trouvent à leur surface; mais on ne saurait dire *a priori* s'ils sont compris dans les lames basales des cloisons, ou entre ces lames et la gaîne intime des prismes, ou enfin s'ils sont situés au-dessous de cette gaîne?

Ce problème peut être résolu sur des coupes de l'organe électrique, faites par l'un des procédés indiqués plus haut (voy. p. 174). Il faudra y rechercher des points où la section ait atteint la cloison des prismes au niveau d'un bouquet de Wagner. Parmi les préparations que l'on aura faites spécialement pour cette recherche, il s'en trouve toujours qui sont assez épaisses et assez étendues pour qu'un ou plusieurs bouquets de Wagner y soient compris. On reconnaît alors que ces bouquets se trouvent logés dans l'épais-

seur de la gaîne intime et qu'ils font saillie dans l'intérieur du prisme.

Il nous reste à examiner comment se comporte la gaîne lamelleuse de la branche mère. Au niveau du point où cette branche se termine par les deux faisceaux divergents des branches filles, la gaîne se divise également et donne naissance à deux gaînes distinctes qui accompagnent ces faisceaux. A une certaine distance de l'origine d'un bouquet, l'un des tubes nerveux se replie brusquement, et, quittant le faisceau, il demeure entouré d'une seule gaîne, la même gaîne secondaire que possède chaque tube dans le tronc nerveux. La gaîne lamelleuse accompagne le reste du faisceau, que les autres tubes quittent les uns après les autres en se recourbant à leur tour, et chacun d'eux est accompagné de sa gaîne secondaire.

Lorsque les bouquets de Wagner sont disposés à plat, il est impossible de reconnaître le point où les branches filles pénètrent dans les prismes; on est naturellement porté à supposer que c'est à l'endroit où elles se coudent. Pour s'en assurer, il faut étudier des coupes faites après injection interstitielle d'acide osmique et durcissement subséquent par l'action successive de la gomme et de l'alcool. Vous verrez alors que les branches qui se dégagent des bouquets de Wagner pénètrent entre deux lames d'un prisme, en continuant d'être accompagnées de leur gaîne secondaire, tandis que les différents éléments de la gaîne lamelleuse périphérique se perdent dans la gaîne intime des prismes et se confondent avec elle.

J'ai à peu près terminé la description de l'organe électrique de la torpille. Pour la compléter, il me reste à vous dire quelques mots des vaisseaux sanguins.

Ces vaisseaux sont peu nombreux, comme vous avez déjà pu en juger par la couleur grise, à peine rosée, de l'organe.

On peut en apprécier la disposition générale et même la structure sur les préparations faites à l'aide de plusieurs des méthodes que je vous ai déjà indiquées. C'est ainsi que, sur les lames électriques isolées après l'action de l'acide osmique (voy. Pl. IV), on voit les vaisseaux ramper dans le tissu muqueux entre les tubes nerveux de premier ordre; ils présentent toujours la structure élémentaire des capillaires, bien que leur calibre soit relativement considérable. C'est seulement dans les cloisons des prismes qu'il existe des vaisseaux sanguins artériels ou veineux.

En employant le nitrate d'argent suivant la méthode de Coccius (voy. p. 140) et en isolant ensuite les lames électriques, on en trouve quelques-unes à la surface desquelles se distribuent les vaisseaux capillaires. Leur endothélium est alors nettement dessiné par l'imprégnation (voy. p. 145).

Pour acquérir des notions plus complètes sur la richesse vasculaire de l'organe électrique et sur la distribution des vaisseaux dans son intérieur, il convient d'en faire des coupes après avoir injecté les vaisseaux sanguins de l'animal. Ces injections seront faites par l'artère caudale, avec du carmin ou du bleu de Prusse soluble additionné de gélatine. Lorsque la gélatine sera prise par le refroidissement, des fragments de l'organe seront détachés et plongés dans l'alcool. Mais ce réactif, même employé à l'état absolu, ne donne pas à l'organe électrique une consistance suffisante, et il est nécessaire de compléter le durcissement par l'action successive de la gomme et de l'alcool. Lorsqu'elles auront été détachées par le rasoir, les coupes, pratiquées parallèlement ou perpendiculairement à

l'axe des prismes, seront placées dans l'eau pour dissoudre la gomme et montées ensuite dans le baume du Canada, en suivant les indications classiques. On y reconnaît que les artères et les veines parcourent en se ramifiant les cloisons des prismes, et suivent le trajet des nerfs. Il s'en détache des capillaires qui s'insinuent entre les lames et qui, cheminant dans le tissu muqueux, continuent quelquefois leur trajet sans donner aucune ramification. Le plus souvent, au contraire, ils se divisent ou s'anastomosent, mais sans jamais former un réseau qui soit comparable à celui que l'on rencontre dans les autres organes vasculaires.

TRENTE-TROISIÈME LEÇON

(19 AVRIL 1877)

Organe électrique de la torpille.

Considérations physiologiques sur l'organe électrique. — Sensation produite par la décharge de la torpille, analogue à celle d'une bouteille de Leyde, mais moins subite. Explication de Marey à ce sujet. — Caractères de la décharge. — Elle se produit par la volonté de l'animal, par l'excitation des lobes électriques et à la suite de l'excitation des nerfs sensitifs. — La décharge réflexe ne se produit nécessairement que si l'animal est affaibli.

Analogie de la décharge avec la contraction musculaire. — Cette analogie n'est pas complète. — Différence dans l'effet produit sur l'organe électrique et sur le muscle par l'excitation du segment périphérique du nerf sectionné. — Différence dans l'action du curare. Expérience de Moreau : Le curare ne paralyse pas les nerfs électriques; chez une torpille curarisée, la décharge se produit après chaque excitation de la peau.

Hypothèses au sujet du mécanisme de la décharge. — La comparaison avec une pile n'est pas exacte. — Hypothèse des molécules électro-motrices de Du Bois-Reymond.

Essai d'une théorie de la décharge, fondée sur les faits histologiques et physiologiques bien établis. — L'organe électrique doit être comparé à une batterie groupée en surface.

Messieurs,

Je dois vous parler aujourd'hui de la physiologie de l'organe électrique, ou plutôt je dois, comme je vous l'ai annoncé, examiner avec vous les déductions physiologiques les plus importantes que l'on peut tirer des faits anatomiques établis.

Vous avez pu éprouver vous-mêmes que, lorsqu'on enlève avec la main une torpille bien vivante du bassin où on l'a-

vait conservée, elle donne une série de secousses très-énergiques. A mesure qu'elle se fatigue, ces secousses deviennent moins fortes, et il est nécessaire alors, pour les sentir, d'appliquer le pouce sur la face dorsale de l'animal et les autres doigts sur la face ventrale, ou inversement.

La sensation que l'on éprouve dans la main et, quand la décharge est forte, dans l'avant-bras, est assez semblable à celle que donnerait une bouteille de Leyde ; mais elle en diffère en ce qu'elle n'est pas aussi subite ; elle est moins instantanée, moins sèche, pour employer l'expression de Du Bois-Reymond.

L'explication de cette différence a été donnée dans un récent travail de M. Marey[1]. Cet expérimentateur a établi que, lorsque la torpille donne une forte décharge, cette décharge, qui paraît unique à la main, est en réalité composée d'une série de décharges successives dont l'effet s'additionne. C'est en effet pour cela que la secousse qu'elle produit n'est pas absolument comparable à celle que donne une bouteille de Leyde.

La nature électrique de la décharge a été reconnue avant les découvertes de Galvani sur l'électricité animale. Déjà, en 1778, Walsh avait observé que les deux faces de l'animal dégagent de l'électricité de nom contraire. Depuis lors, beaucoup de physiologistes et de physiciens se sont occupés de ce phénomène. Il me suffira de citer Gay-Lussac, de Humboldt, John Davy, Becquerel, Linari, Matteucci, Moreau, Du Bois-Reymond, F. Boll, et enfin Marey.

On a constaté que le courant de la décharge de la torpille aimante le fer doux momentanément, et l'acier d'une façon durable. Cette découverte est due à Davy. On a reconnu qu'il produit des décompositions chimiques. On est parvenu à

[1] Marey. *Sur les caractères des décharges électriques de la torpille.* Comptes rendus de l'Académie des sciences, 22 janvier 1877.

l'accumuler dans un condensateur. Cette expérience est de M. Armand Moreau. Enfin Du Bois-Reymond a réussi à compléter, en opérant avec la décharge de la torpille, la série des huit effets des courants électriques signalés par Faraday.

Je ne m'étendrai pas sur ce sujet, qui sort de mon domaine. Je veux seulement indiquer ici quelques-unes des expériences les plus simples et les plus importantes.

Vous avez pu apprécier vous-mêmes, sur les torpilles que je vous ai montrées, que la décharge se produit sous l'influence de la volonté de l'animal.

Si vous prenez une torpille, elle ne vous donne pas nécessairement une secousse ; vous la gardez dans la main et vous l'irritez en la piquant ou en la pinçant, vous ne provoquez pas constamment une décharge; elle ne la produit que quand elle le veut. En revanche, lorsque l'animal est affaibli, l'excitation que l'on détermine en irritant un point quelconque de la peau est presque toujours suivie d'une décharge.

Enfin, si l'on dégage le cerveau et qu'on vienne à toucher seulement l'un des lobes électriques, il se produit une forte décharge, et, si la volonté n'est pas en jeu, cette décharge est limitée au côté correspondant au lobe que l'on a touché. Il n'y a donc pas ici d'action croisée. Ce fait a été reconnu par Matteucci, et confirmé ensuite par plusieurs autres physiologistes.

Quand la torpille est extrêmement affaiblie, qu'elle ne manifeste plus aucun mouvement, qu'elle ne respire plus, si l'on irrite fortement l'un des lobes électriques, on obtient encore une décharge sensible à la main.

Une torpille étant vigoureuse et nullement affaiblie, si l'on excite mécaniquement ou au moyen d'un courant d'induction interrompu le nerf de la nageoire latérale, ou n'importe quel autre nerf mixte, après l'avoir dénudé, on

provoque nécessairement une décharge. L'action de la volonté semble alors supprimée ; mais cela prouve seulement que, sous l'influence d'une irritation très-forte, la torpille ne peut dominer ses réflexes. Lorsqu'elle est affaiblie, nous venons de le constater il y a un instant, elle ne les domine qu'incomplétement sous l'influence d'excitations beaucoup moindres.

En résumé, les décharges électriques se produisent chez la torpille sous l'influence de la volonté, par excitation artificielle et directe de l'organe central, et d'une façon réflexe.

La contraction des muscles striés ordinaires s'exécute aussi sous l'influence de la volonté, par l'excitation des centres moteurs, et enfin d'une façon réflexe. Nous ne rencontrons donc jusqu'à présent aucune différence essentielle entre les conditions expérimentales dans lesquelles se produisent la décharge électrique et la contraction musculaire; nous allons voir si l'analogie se poursuit plus loin.

Spallanzani et Galvani avaient reconnu que, après la section de tous les nerfs électriques d'un côté, la fonction est abolie de ce côté, tandis qu'elle est conservée de l'autre. Plus tard, Matteucci a observé que, si l'on irrite le segment périphérique des nerfs sectionnés, il se produit une décharge à la suite de chaque excitation. Mais il importe de faire remarquer que ces décharges ont été constatées seulement à l'aide du galvanomètre ou à l'aide de la grenouille préparée à la manière de Galvani. Vous savez en quoi consiste cette préparation : La grenouille est écorchée, puis coupée par le milieu, de façon à conserver son arrière-train ainsi que les nerfs lombaires qui s'y rendent. Devenue ainsi un appareil galvanoscopique, cette grenouille est placée sur la surface dorsale de la torpille, et, lorsqu'il se produit une décharge, ses muscles se contractent comme à la rupture ou à la clôture d'un courant.

Voici maintenant comment Matteucci fit l'expérience. Ayant isolé complétement chez une grosse torpille l'organe électrique avec ses nerfs, il disposa sur cet organe une série de grenouilles préparées. Excitant alors l'un des nerfs électriques, il vit tressauter les grenouilles placées sur la portion d'organe innervée par ce nerf, tandis que les autres demeuraient immobiles. Cette expérience est parfaitement exacte et démonstrative : quand on excite un nerf électrique, il se produit dans la portion correspondante de l'organe une décharge, de même que, lorsque l'on excite un nerf moteur, il se manifeste une contraction dans les muscles auxquels il se distribue.

Mais là s'arrête l'analogie. En effet, si, au lieu d'employer dans cette expérience un galvanomètre ou une grenouille galvanoscopique, qui sont, comme vous le savez, extrêmement sensibles, on se sert de la main, en appliquant le pouce sur l'une des faces de l'organe électrique et les autres doigts sur l'autre face du même organe, on constate que, quel que soit l'excitant employé, mécanique, chimique ou électrique, et dans ce dernier cas, quelle que soit même l'intensité du courant, on ne détermine jamais de décharge sensible à la main.

C'est là une différence notable entre les nerfs électriques et les nerfs musculaires. En effet, si l'on excite, avec un courant électrique même de moyenne intensité, le segment périphérique d'un nerf mixte que l'on vient de couper, on voit les muscles innervés par ce nerf produire leur maximum de contraction, aller même au delà de ce qu'ils donnent dans les plus grands efforts produits sous l'influence physiologique du nerf. Dans l'organe électrique, au contraire, ainsi qu'il résulte de l'expérience dont je vous ai parlé, l'excitation du segment périphérique du nerf sectionné n'amène que des décharges très-faibles par rapport à celles que

l'animal produit avec son nerf intact. Ce n'est là, il est vrai, qu'une différence de quantité, mais elle est tellement considérable qu'elle équivaut à une différence de qualité.

Une autre expérience, où se montre également une différence considérable entre les nerfs musculaires et les nerfs électriques, est due à M. Moreau[1]. Ce physiologiste injecte dans les veines d'une torpille une certaine quantité de curare. Lorsque la respiration est arrêtée, lorsque l'excitation des nerfs moteurs ne détermine plus de contractions musculaires, l'appareil électrique continue de fonctionner ; si l'on pince ou qu'on irrite la torpille en un point, on obtient des secousses sensibles à la grenouille galvanoscopique.

Franz Boll[2] a repris ces expériences, et il a publié un mémoire, dans lequel il a soutenu que le curare n'a aucune action sur les nerfs de la torpille, pas plus sur les musculaires que sur les électriques. Cette conclusion m'a étonné, car à cette époque j'avais moi-même répété les expériences de Moreau et j'en avais reconnu l'exactitude. Du Bois-Reymond, dans son exposé théorique de la décharge électrique de la torpille, avoue que les expériences de Moreau l'embarrassaient beaucoup ; « mais, ajoute-t-il, puisque Boll a démontré qu'elles sont inexactes, je n'ai plus à en tenir compte et je suis tiré d'embarras. » Et, ne s'en préoccupant pas davantage, il continue l'exposé de sa théorie.

J'ai fait avec le curare une série d'expériences sur la torpille ; je vais lire la relation de la première, qui date du 1er août 1872 :

[1] A. Moreau. *Expériences sur la torpille électrique.* Annales des sciences naturelles, 1862, t. XVIII, cahier 1.

[2] F. Boll. *Beitraege zur Physiologie von Torpedo.* Arch. Reichert et Du Bois-Reymond, 1873, p. 76.

Laboratoire de Concarneau, 1er août 1872. Expérience faite avec l'assistance de M. Malassez. Torpille de 40 centimètres de longueur.

« A deux heures treize minutes, un centimètre cube d'une solution saturée de curare est injecté dans le tissu cellulaire sous-cutané. A deux heures quarante-trois minutes, après que l'animal a présenté une légère excitation, les mouvements volontaires sont complétement abolis. La respiration est ralentie. Si l'on place alors la main gauche sur les côtés de l'animal, de manière à avoir le pouce sur la face dorsale de l'organe électrique gauche et l'indicateur sur la face ventrale du même organe, l'on ne ressent aucune secousse. Mais si, avec la main droite restée libre, on irrite, soit à l'aide de l'ongle, soit avec un instrument piquant, soit au moyen d'un courant électrique, une région quelconque de la peau de la torpille, on éprouve immédiatement une secousse.

« Les nerfs de l'organe électrique gauche sont alors liés et coupés. L'excitation de leurs bouts périphériques, soit avec un courant d'induction interrompu, soit par une action mécanique, ne produit aucune décharge sensible à la main. L'expérience est reproduite plusieurs fois, en employant des excitants de force croissante.

« A deux heures cinquante minutes, la respiration s'arrête.

« A trois heures huit minutes, aucune décharge électrique n'est plus perceptible à la main dans aucun des deux organes. Essayant alors les muscles et les nerfs moteurs, on constate que les muscles sont excitables directement, mais que les nerfs ne le sont plus. Le cœur bat énergiquement. »

Les autres expériences que j'ai faites sont analogues à celle que je viens de vous lire : elles en diffèrent par des circonstances accessoires et par les conditions de l'expérience, qui ont été variées à dessein.

Leur résultat montre que Boll n'avait pas employé une

dose suffisante de curare. La quantité que j'en ai injectée, un centimètre cube d'une solution concentrée, est une dose relativement très-considérable.

Cette expérience est la plus simple, la plus claire, la plus facile de celles que l'on peut faire pour démontrer l'action spéciale du curare sur les nerfs musculaires. La torpille étant immobile et dans un état complet de paralysie, j'ai excité une région quelconque de sa peau et j'ai obtenu une décharge électrique. La sensibilité était donc parfaitement conservée, ce qui prouve que le poison n'agit pas sur les nerfs sensitifs ; il n'agit pas non plus sur les centres de perception, ni sur les nerfs moteurs électriques. Son action est donc limitée aux nerfs moteurs musculaires.

Vous connaissez tous la belle expérience au moyen de laquelle M. Claude Bernard a démontré l'action spéciale du curare sur les nerfs musculaires. Je vais maintenant la répéter devant vous, pour que vous l'ayez bien présente à l'esprit. Sur cette grenouille, au moyen des ciseaux, je détache de bas en haut le sacrum et je le soulève, de manière à mettre à nu les nerfs lombaires. Au-dessous d'eux je passe un fil avec lequel j'embrasse dans une ligature fortement serrée tout le corps de la grenouille, à l'exception de ces nerfs. Puis j'injecte dans la partie supérieure de l'animal quelques gouttes d'une solution de curare au centième. Le poison se répand dans toute la portion antérieure du corps, mais la ligature l'empêche de pénétrer dans les pattes abdominales. — La substance toxique a agi maintenant ; vous voyez que les pattes antérieures sont paralysées, tandis que les postérieures ne le sont pas. Je détermine des mouvements du train postérieur en pinçant une des pattes antérieures ; la sensibilité est donc conservée. Cette expérience démontre que le curare n'agit ni sur les nerfs sensitifs, ni sur les centres de perception, ni sur les centres de mouve-

ment, mais seulement sur les nerfs musculaires au voisinage de leur terminaison, qui seule a été mise à l'abri du poison par la ligature.

On peut faire chez la torpille, vous venez de le voir, une expérience tout aussi démonstrative et sans mutiler l'animal.

Les torpilles empoisonnées par le curare présentent encore un phénomène sur lequel je dois attirer votre attention. Je vous rappellerai d'abord que, chez une torpille normale, l'excitation des parties sensibles ne détermine pas toujours une décharge électrique ; pour la produire il faut le concours de la volonté de l'animal, à moins d'une excitation très-forte portée directement sur les nerfs sensitifs. Chez une torpille curarisée au contraire, il suffit d'irriter une région quelconque de la peau pour amener une décharge. Faut-il conclure de là que le curare agit de manière à empêcher l'action de la volonté sur les réflexes? Je ne le pense pas. Je crois que ce phénomène est lié à l'affaiblissement qui accompagne la paralysie et que, si l'action du cerveau sur les réflexes est diminuée, c'est parce que, la respiration étant ralentie, l'hématose de cet organe se fait d'une manière insuffisante.

Occupons-nous maintenant de l'explication du phénomène de la décharge. Comment se produit-il dans l'organe électrique un état tel qu'il y ait accumulation de fluide positif à sa face dorsale et de fluide négatif à sa face ventrale? Où se fait cette rupture d'équilibre électrique dans l'animal? Enfin, peut-on rapprocher l'organe électrique d'un appareil de physique connu?

En remarquant que les prismes de l'organe électrique sont constitués par des lames superposées, on a été porté naturellement à les comparer aux disques des piles à colonnes, et on a pensé qu'il se faisait entre ces lames des

actions chimiques analogues à celles qui se produisent dans une pile.

Cette comparaison n'est pas exacte, en ce sens que l'action de l'organe électrique n'est pas constante comme celle d'une pile; en dehors du moment où se produit la décharge, on ne peut y reconnaître aucun courant électrique (Matteucci).

Lorsque Nobili découvrit le courant propre de la grenouille, courant qui va des muscles aux nerfs, et où par conséquent les nerfs se comportent négativement par rapport aux muscles, on chercha à appliquer ces faits intéressants à l'explication des phénomènes électriques de la torplile. Il y a déjà longtemps, Colladon a fait une théorie dans ce sens; voici ce qu'il dit à ce sujet, et que je trouve cité dans le dernier ouvrage de Du Bois-Reymond :

« Dans cette hypothèse, les organes électriques des torpilles seraient composés d'un faisceau de piles latentes formées d'éléments bipolaires très-petits, nageant dans un fluide, et disposés sans ordre dans les tubes aponévrotiques. Ces éléments bipolaires, sous un acte de volonté de l'animal, ou par une action nerveuse artificielle, se disposeraient subitement dans un ordre régulier et tourneraient tous ou presque tous leurs pôles positifs vers une des faces de l'animal. Sous l'action volontaire, le pôle positif serait toujours tourné vers le dos de la torpille. Cette disposition régulière des éléments ne durerait qu'un temps très-court, et le fluide lancé sur les deux faces se réunirait immédiatement, soit dans le corps de la torpille, soit au travers des corps conducteurs, au contact avec une portion de sa surface. Les variations d'intensité dépendraient du nombre des éléments qui seraient dirigés vers les faces par un effort plus ou moins violent [1]. »

[1] Colladon. *Mém. publiés par l'Institut*, 1836, t. IV, n° 181, p. 530. —

Vous voyez ici la première apparition de la théorie des molécules électro-motrices. Cette théorie a été développée et généralisée depuis par Du Bois-Reymond. D'après cet auteur, l'organe électrique se comporte de la même façon qu'un muscle, et c'est pour cette raison que, comme nous l'avons vu, les expériences de Moreau le gênaient et qu'il a été heureux de les voir contestées par F. Boll. Voici comment il présente son hypothèse sur le mécanisme de la décharge de la torpille :

« J'ai été amené à une hypothèse qui me paraît propre à expliquer comment l'organe ne devient électro-moteur que sous l'influence des nerfs, et qui offre en outre l'avantage de pouvoir s'appliquer en même temps à l'activité des nerfs et des muscles. Cette hypothèse, c'est que, dans la plaque électrique comme dans les muscles et les nerfs, il y a des molécules électro-motrices bipolaires ; ces molécules, à l'état de repos, tournent leurs pôles ou bien dans toutes les directions possibles, ou bien dans deux directions opposées, de telle sorte que leur action extérieure disparaît ; mais, au moment de la décharge, elles tournent toutes rapidement leurs pôles positifs vers la face de l'organe d'où part le courant positif. On doit considérer ici aussi ces molécules électro-motrices comme les foyers d'une action chimique ayant lieu dans le sens de leur axe, foyers pouvant se déplacer et tourner autour de leur centre de gravité. Il peut y avoir plusieurs de ces molécules l'une derrière l'autre dans l'épaisseur de la plaque, de sorte que ces piles à colonnes seraient constituées par une quantité d'éléments encore bien plus grande que ne le ferait supposer le nombre des lames[1]. »

Nous donnons cette citation d'après Du Bois-Reymond ; nous n'avons pas pu trouver le mémoire de Colladon à l'endroit indiqué.

[1] Du Bois-Reymond. *Gesammelte Abhandlungen zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysik*. Berlin, 1877, t. II, p. 671.

En lisant cela, on est frappé tout d'abord de ce fait que Du Bois-Reymond n'a pas une notion très-exacte de la constitution de l'organe électrique; il ne se doute pas qu'il s'y trouve des parties bien différentes, et du reste cela lui importe peu. On voit bien, par cette seule lecture, que M. Du Bois, bien qu'il possède un nom français, ne participe pas aux traditions de clarté et de netteté de notre pays. Dans toute cette explication, il n'y a pas un seul fait : on admet des molécules que personne n'a vues; on admet que ces molécules ont des pôles électriques; on admet que dans l'état d'inertie ces pôles sont disposés de façon à se neutraliser; on admet enfin qu'au moment de la décharge ces molécules se tournent pour former une pile. Rien de tout cela n'est appuyé sur une observation quelconque; il me semble cependant que lorsque l'on veut se rendre compte d'une fonction, il importe d'en connaître l'organe, et qu'il ne suffira pas de la connaissance des lois générales de la physique pour comprendre le mouvement d'une montre, par exemple, si l'on n'a pas la moindre notion de la manière dont elle est faite à l'intérieur.

Si la théorie de Du Bois-Reymond ne nous satisfait pas, cherchons-en donc une autre où nous ne soyons pas obligés d'échafauder les unes sur les autres autant d'hypothèses absolument gratuites, et, pour cela, faisons d'abord la revue des faits qui sont bien constatés.

Parmi ces faits, les uns sont du ressort de l'histologie; les autres, de celui de la physiologie expérimentale. Comme faits histologiques bien établis, je vous rappellerai les suivants :

Les nerfs se ramifient tous à la face ventrale des lames électriques.

Leur arborisation terminale donne naissance par sa face supérieure à des filaments terminés par des parties renflées, que j'ai nommés cils électriques.

Ces cils électriques sont séparés de la lamelle supérieure ou dorsale par une couche intermédiaire.

Toutes les lamelles dorsales sont en communication directe les unes avec les autres par leurs bords.

Toutes les lamelles ventrales sont aussi en communication, mais seulement en communication indirecte, par l'intermédiaire des nerfs.

Sur ces nerfs, nous avons observé une disposition curieuse, c'est que leur aire augmente à partir des premières ramifications jusqu'à leur terminaison; c'est-à-dire que, si nous comparons la section transversale d'un tube nerveux avant un bouquet de Wagner à l'ensemble des sections transversales des branches du bouquet, nous trouverons ces surfaces dans le rapport de 1 à 5. Nous avons même constaté que les branches mères des bouquets de Wagner ont un diamètre supérieur à celui des tubes contenus dans les troncs nerveux.

Je dois rapprocher de ces observations un autre fait que j'ai reconnu il y a dejà longtemps. Lorsqu'un tube nerveux sans myéline de la lame électrique se divise, on remarque qu'il y a là non pas une simple bifurcation de la branche principale, mais un vrai chiasma, c'est-à-dire que, outre les fibrilles qui vont de la branche principale à chacune des branches secondaires, il existe des fibrilles communicantes d'une branche secondaire à l'autre (voy. p. 127).

Cela vous explique comment le tube nerveux grossit du centre à la périphérie, et surtout comment son diamètre augmente subitement au niveau des bouquets de Wagner; il est probable que chacune des branches filles reçoit des fibrilles non-seulement de la branche mère, mais encore des autres branches filles, et que ces dernières servent à mieux assurer la communication de toutes les branches les unes avec les autres.

Tels sont les faits histologiques les plus importants pour la question qui nous occupe. Passons aux faits physiolo-

giques. Nous avons constaté qu'il n'est pas possible de remplacer artificiellement l'action des centres nerveux sur l'organe électrique. On réussit, il est vrai, par des excitations diverses du segment périphérique d'un nerf électrique sectionné, à déterminer des décharges appréciables au galvanomètre et à la grenouille galvanoscopique; mais ces décharges ne sont jamais sensibles à la main et sont par conséquent très-faibles. J'ai fait cette expérience un très-grand nombre de fois, et dernièrement encore je l'ai répétée sur la grande torpille que vous avez vue, en présence de MM. Marey et Mascart, mes collègues au Collége de France.

Ces faits nous suffiront-ils pour édifier une théorie de la décharge électrique considérée, non pas dans ce qu'elle a d'essentiel, qui est du domaine de la physique, mais dans son mécanisme physiologique? Je dois avouer que non; je serai obligé d'y ajouter quelques hypothèses, mais, à coup sûr, elles seront beaucoup moins nombreuses et moins gratuites que celles de Du Bois-Reymond.

Tout d'abord je vous dirai quelques mots du lobe électrique, en empiétant ainsi sur l'étude que nous en ferons à propos des centres nerveux. Ce lobe est composé d'un grand nombre de grosses cellules nerveuses pressées les unes contre les autres. Il n'existe dans aucun autre organe central, quel qu'il soit, un aussi grand nombre de cellules, et surtout de cellules de cette importance.

Considérons une de ces cellules. Elle possède plusieurs prolongements ramifiés et un prolongement non ramifié, que l'on nomme prolongement de Deiters. Ce dernier, se recouvrant bientôt de myéline, devient le cylindre-axe d'un tube nerveux; depuis son origine jusqu'au bouquet de Wagner qui le termine, il ne subit pas de division. Chaque bouquet de Wagner est de la sorte sous la dépendance d'une seule cellule nerveuse. Les rameaux du bouquet ont leur

terminaison dans les cils de la face ventrale des lames électriques.

Cela posé, je peux maintenant vous donner mon hypothèse ; elle est fondée sur les expériences de Nobili et sur son observation du courant neuromusculaire. Ce courant ne peut être le résultat que d'une action chimique, j'entends d'une action chimique spéciale aux animaux, et en rapport avec leur activité nutritive ou fonctionnelle.

Partons de cette donnée, et considérons l'appareil électrique. Nous venons de voir que chaque cellule nerveuse se continue par un prolongement cylindraxile jusqu'au bouquet de Wagner, et de là jusqu'aux cils électriques. Supposons que, dans cette cellule, sous l'influence d'un processus chimique vital, il se fasse un départ du fluide positif et du fluide négatif; que le fluide positif se dégage par les nombreux prolongements ramifiés de la cellule nerveuse, tandis que le fluide négatif se répand dans le prolongement cylindraxile et dans ses ramifications. Nous aurons par suite dans les cils électriques ce que l'on appelait autrefois et ce que l'on appelle encore aujourd'hui, pour faciliter le langage, une accumulation de fluide négatif.

Si la couche intermédiaire est un moins bon conducteur de l'électricité que les deux autres, la couche ventrale, électrisée négativement par l'action de la cellule nerveuse avec laquelle elle est en rapport, décomposera par influence le fluide neutre de la couche dorsale, et celle-ci se chargera d'électricité positive.

Or, nous avons constaté que toutes les lamelles dorsales sont en communication directe les unes avec les autres par leurs bords (fig. 6, p. 166); elles se réuniront donc toutes en surface; d'autre part, toutes les lamelles ventrales sont en communication indirecte les unes avec les autres par l'intermédiaire des nerfs; nous aurons donc ici comme une

bouteille de Leyde ou un condensateur, ou, si vous aimez mieux, l'analogue d'une batterie chargée en surface : l'ensemble des lamelles dorsales formant l'armature positive, l'ensemble des lamelles ventrales et des nerfs correspondant à l'armature négative, et la couche intermédiaire de chaque lame représentant le verre de chaque bouteille de Leyde.

Plusieurs détails de nos observations donnent de la valeur à cette manière de voir. Ainsi l'accroissement des tubes nerveux en diamètre à mesure que l'on avance vers la périphérie, l'existence de fibrilles communicantes entre leurs différentes ramifications, semblent des faits en harmonie avec cette fonction spéciale des nerfs électriques, qui serait d'établir une communication intime entre les lamelles nerveuses de toutes les lames d'un prisme.

D'autre part, l'impossibilité d'obtenir des décharges fortes en excitant le segment périphérique des nerfs sectionnés confirme la première partie de mon hypothèse. En effet, si le départ de l'électricité est une propriété de la cellule nerveuse, le cylindre-axe, qui est une portion de cette cellule, devra posséder sa part de cette propriété, mais une part peu considérable, parce qu'il ne constitue qu'une portion minime de la cellule. C'est pourquoi, en excitant le bout sectionné du nerf, c'est-à-dire l'ensemble des cylindres-axes, on obtient une décharge, mais une décharge si faible qu'elle n'est plus sensible à la main, et qu'elle n'est révélée que par le galvanomètre ou la grenouille galvanoscopique. Le départ d'électricité nécessaire aux décharges fortes ne peut être déterminé que par l'appareil organique complet, c'est-à-dire par les tubes nerveux munis à leurs extrémités centrales de leurs corps cellulaires.

Enfin, le petit nombre de vaisseaux sanguins que contient l'organe électrique (voy. p. 187) contribue aussi à montrer que, au moment de la décharge, le travail le

plus considérable se fait ailleurs que dans cet organe.

Si cette hypothèse sur le mécanisme suivant lequel se produit l'électricité chez la torpille est réellement fondée, les autres organes électriques doivent présenter quelque chose d'analogue dans leur structure. Il était intéressant de savoir s'il en est ainsi, et si, chez le gymnote et le malapterurus par exemple, les parties qui correspondent aux lamelles dorsales sont aussi en communication les unes avec les autres. Pour faire cette vérification, je n'avais à ma disposition qu'un organe électrique de gymnote, qui m'est arrivé d'une façon très-indirecte. Macéré depuis longtemps dans l'alcool, sa conservation n'était pas suffisante pour qu'il fût possible d'en reconnaître la structure fine, mais on pouvait cependant se rendre compte encore de sa texture et de sa disposition générale, comme le montre la préparation que j'ai placée sous vos yeux.

Vous y distinguerez les lames électriques coupées transversalement et vous reconnaîtrez que les couches relativement épaisses qui correspondent aux lamelles dorsales de la torpille s'élargissent au voisinage de la cloison sur laquelle elles sont fixées. Leurs bords présentent des prolongements qui se mettent en rapport avec ceux des lames voisines, de telle sorte que toutes les parties positives de ces lames électriques se trouvent en contact les unes avec les autres.

La théorie que je viens de vous exposer n'est jusqu'à présent qu'une hypothèse. Elle est en rapport avec un certain nombre de faits, mais elle doit être soumise encore au contrôle de l'expérimentation, c'est-à-dire qu'il faut exécuter, en la prenant pour point de départ, une série d'expériences qui la confirmeront ou l'infirmeront. Ces expériences, je compte bien les faire dès que j'en aurai l'occasion, ou bien les indiquer aux personnes qui, travaillant au bord de la mer, se trouveraient dans des conditions favorables pour les réaliser.

TRENTE-QUATRIÈME LEÇON

(24 AVRIL 1877)

Organe électrique de la torpille. — Terminaison des nerfs dans les muscles striés.

SECTIONS TRANSVERSALES DES NERFS DE L'ORGANE ÉLECTRIQUE DE LA TORPILLE. — But dans lequel ces sections avaient été entreprises. — Expérience de Matteucci. — Détail des expériences faites par l'auteur. — Altérations histologiques. Lenteur avec laquelle elles se produisent. — Difficulté de conserver les torpilles assez longtemps pour être témoin de la régénération des nerfs sectionnés.

Faits observés. — Altérations visibles à l'œil nu : Couleur rosée et augmentation de la consistance de l'organe. Diminution du diamètre des prismes. — Altérations visibles au microscope : Gaînes secondaires revenues sur les tubes nerveux. Multiplication des noyaux et section du cylindre-axe dans toutes les fibres à myéline. Conservation du cylindre-axe dans les ramifications sans myéline. Arborisation terminale amincie, mais conservée. — Ces faits confirment la manière de voir de l'auteur sur la cause de la destruction du cylindre-axe dans le segment périphérique des nerfs sectionnés. — La lame intermédiaire n'est pas notablement modifiée. — Les cellules connectives du tissu muqueux intermédiaire sont chargées de granulations graisseuses. — Diapédèse des globules rouges et des globules blancs, indice de l'irritation déterminée dans l'organe.

TERMINAISONS DES NERFS DANS LES MUSCLES STRIÉS A CONTRACTION VOLONTAIRE.

Constitution du muscle strié. — Faisceau primitif. Méthode la plus simple pour l'isoler.

Développement du faisceau primitif. — Première différenciation de la cellule formatrice. — Manière dont apparaît la substance striée : 1° chez les têtards de grenouilles; 2° dans l'embryon humain. — Le protoplasma formateur est en rapport direct avec le plasma nutritif. — Multiplication des noyaux. — Leur siége dans le faisceau primitif adulte.

Rapports du protoplasma et de la substance striée dans le faisceau primitif. — Les cylindres primitifs de Leydig correspondent aux champs de Cohnheim.

MESSIEURS,

J'ai exposé, dans les dernières leçons, l'état de nos connaissances sur la structure de l'organe électrique, et j'ai

indiqué les déductions qu'il est permis d'en tirer au point de vue de sa fonction spéciale. Avant de passer à un autre objet d'étude, je vais vous entretenir d'une question de pathologie expérimentale qui a trait à cet organe et aux nerfs qui s'y rendent. Il s'agit des effets de la section transversale de ces nerfs.

J'ai fait à ce sujet cinq expériences. Ce nombre vous paraîtra peut-être restreint; mais, si vous songez aux conditions dans lesquelles il est nécessaire de se placer et quelle difficulté il y a à les réaliser, vous reconnaîtrez que c'est un chiffre qui est encore assez important. Il faut être au bord de la mer, avoir à sa disposition un bassin dans lequel les torpilles puissent vivre dans de bonnes conditions; il faut attendre pendant des semaines les effets de la section. Ces circonstances rendent naturellement assez rares les expériences suivies de réussite.

Ce qui m'avait porté surtout à choisir ces poissons pour y pratiquer la section des nerfs, c'est la minceur et la transparence de la lame électrique. Je pensais que, lorsque la régénération succéderait à la dégénération, il me serait possible d'y apercevoir le nouveau cylindre-axe s'accroissant du centre à la périphérie pour remplacer l'ancien qui aurait été détruit. Ou bien, dans les cas où les choses se seraient passées autrement, je comptais du moins rencontrer dans l'organe électrique en voie de régénération quelques faits inattendus qui auraient ouvert une voie nouvelle à l'interprétation des phénomènes de la régénération des nerfs chez les mammifères. Je n'ai pas atteint le but que je me proposais; mais j'ai observé à cette occasion certains faits intéressants que je vais vous communiquer.

Je ne connais aucune observation ayant trait à la section des nerfs de l'organe électrique de la torpille, à l'exception d'une seule expérience de Matteucci, qui, comme vous

allez en juger vous-mêmes, n'a pas une très-grande valeur. Matteucci affirme que la torpille peut vivre longtemps après que ses nerfs électriques ont été coupés, et à ce propos il raconte l'expérience suivante :

« J'ai coupé trois nerfs de l'organe droit à une torpille femelle très-petite et très-vivace. Après l'opération, la peau fut réunie et cousue, et le poisson, lié par la queue, fut mis dans le canal de Cesenatico : c'était le 27 juillet, à trois heures de l'après-midi. L'animal mourut dans la soirée du 28, après environ trente heures de vie.

« Le changement apporté dans la substance de l'organe était grand dans la partie où se ramifient les trois nerfs coupés ; elle y était tellement amincie et atrophiée qu'il était impossible de la reconnaître ; la substance des troncs nerveux était devenue pulpacée ; le reste de l'organe était intact[1]. »

Vous verrez par la suite que ce n'est pas ainsi que les choses se passent ; et quand cette leçon n'aurait pour résultat que de rectifier l'erreur de Matteucci, ce serait déjà une raison suffisante pour exposer les expériences dont je vais vous entretenir ; mais ces expériences ont une importance plus grande.

Comme mon but était d'observer la régénération des nerfs, j'ai cherché à prolonger autant que possible la vie de l'animal après l'opération. C'est ainsi qu'ayant pratiqué, le 15 juillet 1875, chez une première torpille de vingt-cinq centimètres de longueur, la section d'un des nerfs de l'organe électrique, j'ai attendu pour la sacrifier jusqu'au 2 septembre, c'est-à-dire quarante-huit jours. Une seconde torpille, de la même taille, fut sacrifiée trente-quatre jours après la même opération. Les trois autres torpilles,

[1] Matteucci. *Traité des phénomènes électro-physiologiques des animaux*. Paris, 1844, p. 167.

qui mesuraient cinquante centimètres de longueur, ont vécu l'une vingt-six jours, l'autre dix-neuf, et la dernière dix jours. L'une d'elles a été recueillie au moment où elle mourait, car ses muscles étaient encore excitables; les deux autres sont mortes pendant la nuit, de sorte que, lorsque je les ai prises, leurs tissus avaient déjà subi des altérations cadavériques. Aussi les ai-je laissées absolument de côté pour l'observation histologique.

Je prendrai pour type la torpille sacrifiée quarante-huit jours après l'opération.

Le segment périphérique du nerf sectionné avait subi des altérations à peu près semblables à celles que l'on observe chez le lapin ou chez le pigeon cinq jours après la section. Si l'on admet qu'il y ait parallélisme entre la durée de la dégénération et celle de la régénération chez ces deux espèces d'animaux, il m'aurait fallu attendre un temps considérable pour être témoin de la régénération. Vous vous rappelez, en effet, que, chez le lapin, c'est vers le soixantième jour que les phénomènes de régénération se montrent d'une manière nette dans le segment périphérique d'un nerf sectionné, par conséquent après un temps douze fois plus considérable que la dégénération considérée au cinquième jour. Or, comme une dégénération au même degré ne se produit chez la torpille qu'après quarante-huit jours, pour observer chez elle la régénération au même degré que chez le lapin au soixantième jour, il faudrait multiplier 48 par 12, ce qui donne 576. C'est donc au moins cinq cent soixante-seize jours qu'il faudrait pour obtenir dans les extrémités terminales des nerfs électriques les premiers phénomènes de la régénération.

Nous devons examiner séparément le segment périphérique du nerf sectionné et les portions de l'organe qui lui correspondent. Les modifications survenues dans le nerf

sectionné sont analogues à celles du segment périphérique du sciatique du lapin cinq jours après la section. Dans chaque segment interannulaire des tubes nerveux, le protoplasma s'est accru, les noyaux se sont multipliés, la myéline est segmentée. Vous observerez ces altérations dans une des préparations qui sont placées devant vous.

Du dixième au quarante-huitième jour après la section d'un nerf électrique, les portions de l'organe électrique qui correspondent au nerf sectionné présentent des modifications très-apparentes à l'œil nu. Elles n'ont aucune analogie avec celles que Matteucci a décrites. En effet, au lieu d'être atrophiées et pulpacées comme le dit cet auteur, les parties qui ont été soustraites à l'action des centres nerveux sont au contraire plus fermes et plus résistantes. Les prismes y sont bien marqués; ils ont diminué légèrement de diamètre; ils présentent une coloration franchement rosée qui tranche nettement sur la teinte grise des parties restées saines.

J'ai enlevé de petits fragments au niveau des portions altérées de l'organe, je les ai mis dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100 et j'en ai isolé des lames au moyen des procédés que je vous ai indiqués.

Parmi les préparations que je conserve, les unes ont été faites après l'action prolongée de l'acide osmique, afin de mettre bien en évidence l'arborisation terminale; dans les autres, au contraire, j'ai laissé agir ce réactif seulement quelques heures, afin de pouvoir colorer ensuite par le picrocarminate les différentes parties constitutives des fibres nerveuses de premier et de second ordre qui sont comprises entre les lames.

Étudions d'abord les fibres nerveuses de premier ordre. La gaîne secondaire y est à peine distincte. Entre elle et le tube nerveux qu'elle enveloppe il n'existe plus cet espace clair bien accusé et régulier que nous avons toujours re-

marqué sur les préparations des lames normales faites en suivant la même méthode.

Les segments interannulaires, dont on apprécie encore la limite, contiennent plusieurs noyaux (voy. Pl. VI, fig. 5). Dans le court espace qui sépare deux étranglements, on en compte deux, trois ou quatre, à côté l'un de l'autre, ou séparés par des boules de myéline. Ces noyaux, plus volumineux qu'ils ne sont à l'état normal, remplissent exactement le calibre du tube, et le cylindre-axe est coupé à leur niveau. La myéline forme des boules colorées en gris bleuâtre, à côté desquelles se remarquent des granulations graisseuses d'une teinte brune plus ou moins foncée. Quant aux noyaux de la gaîne secondaire, ils ne présentent aucun signe de multiplication.

Sur les fibres nerveuses de second ordre, c'est-à-dire sur celles qui ne présentent plus de gaîne de myéline ni de segments interannulaires, le cylindre-axe est conservé; il n'est interrompu nulle part. Cependant il ne présente pas sa constitution normale; il est légèrement atrophié; entre lui et la gaîne de Schwann il existe de petits amas allongés de granulations graisseuses. Ces modifications sont analogues à celles qui surviennent dans les fibres de Remak (voy. p. 15) comprises dans le segment périphérique d'un nerf sectionné, ce qui ne doit pas vous surprendre, puisque, à ne considérer que leur structure élémentaire, les fibres terminales de l'organe électrique et les fibres de Remak ont beaucoup d'analogie.

Si nous suivons les fibres de second ordre dans leurs ramifications, nous constaterons qu'elles sont toutes parfaitement conservées jusqu'aux rameaux en bois de cerf; sur aucun point de leur trajet elles ne présentent d'autres altérations que les amas de granulations graisseuses dont je viens de vous parler.

Examinons maintenant l'arborisation terminale avec un objectif puissant ; nous reconnaîtrons qu'elle est conservée. Son dessin, ce dessin caractéristique, diffère de celui des lames normales seulement en ce que les ramuscules nerveux qui le forment sont amincis, et que les espaces qui séparent ces derniers se sont agrandis. En un mot, il y a une légère atrophie des ramifications terminales, mais leur forme est conservée.

Avant d'aller plus loin, je dois vous faire remarquer combien ces différents faits sont favorables à la manière de voir que je vous ai exposée sur la nature du processus dit dégénératif des nerfs sectionnés. Je vous ai dit, vous vous en souvenez (p. 70, et t. I, p. 524), que ce processus consiste dans la section des cylindres-axes sur un plus ou moins grand nombre de points à la suite de l'accroissement du protoplasma des segments interannulaires et de la multiplication de leurs noyaux. Si donc, dans un point quelconque du système nerveux, il existe des fibres qui ne présentent pas de gaîne de myéline, pas d'étranglements annulaires, pas de noyaux, il ne doit pas s'y produire d'interruption de leurs cylindres-axes lorsqu'elles sont séparées de leurs centres trophiques. C'est en effet ce que nous montrent les fibres nerveuses terminales de l'organe électrique de la torpille.

Il me reste à vous dire quelques mots des autres éléments des lames, et du tissu muqueux qui les sépare. La couche intermédiaire ne présente aucune modification. On n'y remarque ni multiplication ni changement de volume des noyaux ; parmi les granulations nombreuses qui s'y trouvent, les unes sont arrondies comme les normales, les autres sont de forme irrégulière.

Les cellules du tissu muqueux contiennent une quantité plus ou moins considérable de granulations graisseuses.

Leur volume en est augmenté, mais elles ne présentent aucun signe de multiplication.

Les vaisseaux capillaires sont remplis de globules du sang et présentent des dilatations. Il s'est produit une diapédèse de globules rouges et de globules blancs dans le tissu muqueux qui les entoure ; mais, tandis que les globules rouges contenus dans les capillaires ont leur forme normale, ceux qui sont emprisonnés dans le tissu muqueux sont déformés et présentent des vacuoles. Ces altérations tiennent au milieu dans lequel ils ont séjourné et prouvent qu'ils étaient extravasés depuis un temps plus ou moins long. Les globules blancs mis en liberté sont chargés de granulations graisseuses.

La rougeur, l'augmentation de consistance, la diapédèse qui se produisent dans l'organe électrique à la suite de la section de ses nerfs sont des phénomènes inflammatoires résultant de l'activité des éléments désormais séparés de leur centre d'innervation. Ils sont du même ordre que ceux qui se manifestent à la suite des sections des nerfs en général, et sont dus comme eux à l'activité particulière des éléments soustraits par la section à l'influence modératrice que le système nerveux central exerce sur eux à l'état physiologique (voy. p. 72).

TERMINAISON DES NERFS DANS LES MUSCLES STRIÉS A CONTRACTION VOLONTAIRE

J'aborde maintenant une des questions les plus difficiles et par conséquent les plus discutées de l'histologie : la terminaison des nerfs dans les muscles.

Il y a trois espèces de muscles : les muscles striés à contraction brusque et volontaire ; les muscles striés à contrac-

tion brusque et involontaire; les muscles lisses à contraction lente.

Je m'occuperai d'abord des terminaisons des nerfs dans les muscles striés à contraction volontaire.

Avant de traiter cette question spéciale, je dois vous indiquer aussi brièvement que possible l'état actuel de nos connaissances sur les muscles striés. J'ai fait de l'étude des muscles le sujet de mon cours de l'année dernière; le résumé que je vais vous présenter ne sera peut-être pas inutile, même à ceux qui l'ont suivi. Du reste, je me placerai aujourd'hui à un point de vue particulier : la signification morphologique des éléments du muscle et leurs rapports avec les nerfs.

Un muscle strié volontaire est composé d'un nombre variable d'éléments que l'on appelle faisceaux primitifs. Ces éléments sont reliés les uns aux autres par du tissu conjonctif, des vaisseaux et des nerfs; c'est la raison pour laquelle il est difficile de les isoler. Mais, comme la substance musculaire n'est pas diminuée dans sa consistance par un certain nombre d'agents qui ramollissent le tissu conjonctif, il est possible d'arriver, par l'application de ces agents, à séparer les uns des autres les faisceaux primitifs.

Il existe un grand nombre de méthodes qui permettent d'atteindre ce but. Je ne vous en citerai qu'une, qui, par sa simplicité et par les bons résultats qu'elle donne, mérite la préférence. Elle consiste à immerger l'animal vivant ou fraîchement tué dans de l'eau à 55°. Voici comment se fait cette expérience, que je vais répéter devant vous. Un demi-litre d'eau étant chauffé à 55°, on y plonge une grenouille; elle s'y raidit aussitôt et meurt; on la laisse dans ce bain pendant un quart d'heure à vingt minutes. Au bout de ce temps, on la retire de l'eau et on attend qu'elle soit complétement refroidie; on trouve alors, au-dessous de la peau,

qui s'enlève à la plus légère traction, une gelée incolore, résultant de la transformation partielle du tissu conjonctif en gélatine; les muscles sont nettement dessinés. En les dissociant dans l'eau avec les aiguilles, on en sépare facilement des faisceaux primitifs.

Lorsqu'il est complétement isolé, un faisceau primitif de muscle strié apparaît sous la forme d'un cylindre terminé à ses extrémités par des cônes irréguliers. Ce faisceau primitif est une cellule. Il rentre parfaitement en effet dans la définition de cet élément, même dans sa définition ancienne, telle qu'elle avait été formulée par Schwann; non-seulement il est constitué par une masse de protoplasma contenant des noyaux, ce qui suffirait pour lui donner le caractère cellulaire, mais encore il est enveloppé d'une membrane.

Il est vrai que la substance cellulaire qui le forme est complexe. Mais on connaît aujourd'hui chez les végétaux et chez les animaux beaucoup de cellules bien caractérisées et qui ont un contenu tout aussi complexe. Ce n'est donc pas cette raison qui pourrait nous faire rejeter les faisceaux primitifs du groupe des cellules.

Pour bien comprendre la signification morphologique du faisceau musculaire primitif et nous assurer qu'il est réellement une cellule, nous allons le suivre dans son développement.

A l'origine, il est représenté par une masse protoplasmique de forme variable, munie d'un noyau et constituant un élément cellulaire sans aucun caractère spécial. Même en tenant compte du siége, c'est-à-dire en examinant attentivement les cellules de l'embryon dans les points où l'on sait qu'il y aura plus tard du tissu musculaire, il est im-

possible de déterminer si ces cellules sont destinées à former des faisceaux striés, des fibres connectives ou quelque autre élément de l'organisme.

Bientôt cependant, certaines cellules embryonnaires, celles qui deviendront musculaires, s'allongent, mais sans présenter d'abord aucune structure spéciale ; puis, au bout d'un temps variable, mais généralement assez court, ces cellules, sous l'influence du protoplasma qui les constitue et en vertu d'une énergie spéciale dont le principe nous échappe, produisent une substance déterminée, la substance musculaire; elles sont alors parfaitement différenciées. Nous ne savons pas quelle est la cause de la différenciation spéciale de tel ou tel élément ; nous ignorons pourquoi telle cellule formera de la graisse, telle autre de la substance musculaire, telle autre un segment de vaisseau avec des globules sanguins dans son intérieur. Dans l'état actuel de la science, il nous est seulement possible de constater les phénomènes qui se produisent, et, pour les cellules qui nous occupent, ces phénomènes consistent dans la production de la substance striée.

Cette substance apparaît toujours dans la couche superficielle de l'élément. Chez les embryons de batraciens, il est facile d'observer sa formation. Pour cela, il suffit de prendre un têtard au moment où il se dégage de son enveloppe gélatineuse, de le plonger pendant vingt-quatre heures dans l'alcool au tiers, et d'examiner, après les avoir isolées, les cellules allongées qui forment de petits faisceaux autour de la corde dorsale. Chacune de ces cellules présente, sur une des portions seulement de sa surface cylindrique et suivant toute sa longueur, une plaque qui, sur la coupe optique, est représentée par une mince bordure striée (voy. fig. 8 A). Cette bordure est d'autant plus mince que la cellule est plus jeune.

Chez les mammifères, à la période correspondante, l'aspect des cellules musculaires est un peu différent. Si l'on examine des faisceaux primitifs isolés d'un embryon humain de trois à quatre mois, ils paraissent au premier abord être revêtus sur toute leur périphérie d'une couche mince de substance striée, qui envelopperait complétement la partie

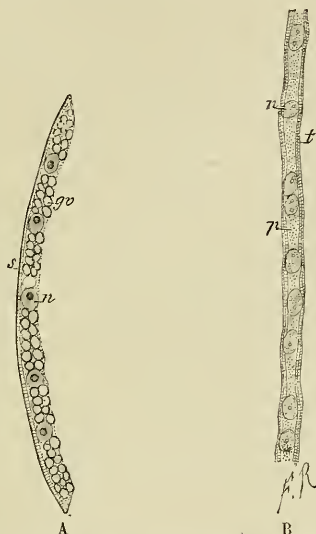


Fig. 8. — A. — Faisceau musculaire de la queue d'un têtard de grenouille rousse, sept jours après la fécondation. — *n*, noyau ; *s*, substance striée ; *gv*, granulations vitellines.

B. — Faisceau primitif d'un embryon humain de trois mois et demi à peu près, examiné dans le sérum iodé. — *n*, noyau ; *t*, écorce musculaire ; *p*, protoplasma central.

centrale formée d'un cylindre de protoplasma muni de noyaux. Cette disposition serait donc différente de celle qui se montre chez les batraciens, en ce sens que le protoplasma formateur serait séparé du plasma nutritif interstitiel par une couche continue de substance striée.

Mais, en examinant plus attentivement ces cellules, et surtout en les faisant rouler dans la préparation de manière

qu'elles se présentent successivement par leurs différentes faces, on reconnaît qu'elles sont pourvues d'une fente longitudinale plus ou moins ouverte qui partage la substance striée (fig. 8 B) et par laquelle le protoplasma arrive jusqu'à la surface même de l'élément.

Cette observation a de l'importance au point de vue de l'anatomie générale et de la morphologie. Elle nous montre en effet qu'il n'y a pas de différence fondamentale dans la manière dont est disposé le protoplasma formateur de la cellule musculaire chez les différents animaux. Quelle que soit la forme spéciale de cette cellule, son protoplasma est toujours directement en rapport sur une étendue plus ou moins grande avec le plasma nutritif qui la baigne. Il en résulte que les échanges nécessaires à la nutrition et au développement de l'élément peuvent se faire, chez les mammifères de même que chez les batraciens, sans que le plasma passe à travers la substance striée.

Au début, la cellule musculaire ne possède qu'un seul noyau; mais bientôt ce noyau se multiplie par division. Chez la grenouille, au fur et à mesure que la substance striée s'accroît par l'apposition de nouvelles couches, celles-ci englobent quelques-uns des noyaux. Cela nous explique comment la substance musculaire, qui était à l'origine dépourvue de noyaux, en contient dans son intérieur à une période plus avancée du développement et les conserve chez l'animal adulte.

Chez les mammifères, la cellule musculaire présente, comme je viens de vous le montrer, une disposition un peu différente; elle a la forme d'un tube fendu suivant sa longueur; le protoplasma et les noyaux en occupent la surface concave, tandis que la substance striée en forme la partie extérieure. Lorsqu'en dedans des premières couches de cette substance il s'en forme d'autres, le calibre du tube

diminue, et les noyaux qui y étaient logés sont refoulés vers la fente par laquelle le protoplasma central communique avec l'extérieur. C'est là la raison pour laquelle, dans la suite du développement et à l'état adulte, le centre du faisceau primitif des mammifères est occupé tout entier par de la substance striée, tandis que les noyaux se trouvent à la périphérie avec le reste du protoplasma.

Cependant, le protoplasma n'est pas refoulé tout entier; il en demeure une partie au milieu de la substance musculaire, dans laquelle il a une distribution parfaitement déterminée. En effet, une fibre musculaire adulte est constituée par une série de colonnes de substance striée, séparées les unes des autres par une partie du protoplasma formateur. Ces colonnes, qui se montrent sur les vues longitudinales sous forme de fascicules parallèles, ont été nommées par Leydig cylindres primitifs. Sur des coupes transversales des faisceaux musculaires, elles apparaissent comme des champs polygonaux séparés les uns des autres par des bandes d'une réfringence différente, qui représentent la coupe des restes du protoplasma. Ces champs ont été nommés champs de Cohnheim.

Il est très-fâcheux que l'on ait appliqué au même objet ces deux noms différents; cela crée des confusions et induit en erreur au début des études, parce que l'on croit avoir affaire à deux objets distincts. Il est donc bien nécessaire de répéter que les champs de Cohnheim et les cylindres primitifs de Leydig correspondent les uns et les autres aux mêmes colonnes prismatiques de substance striée.

En résumé, le faisceau musculaire primitif est une très-grande cellule, limitée par une membrane, le sarcolemme, parsemée d'un nombre plus ou moins considérable de noyaux dont le siége est variable suivant les espèces animales, et constituée par une masse protoplasmique creu-

sée de canaux parallèles entre eux et à l'axe de l'élément, qui contiennent la substance musculaire striée.

Les cylindres de Leydig ne sont pas les derniers éléments à considérer dans la fibre musculaire. En effet, nous pouvons arriver à la conception qu'ils sont construits sur le même type que le faisceau primitif lui-même, et qu'ils sont formés aussi par des fibrilles, séparées par des lames protoplasmiques extrêmement minces. De la sorte, la cellule musculaire serait partagée dans le sens longitudinal par des cloisons d'autant plus minces que les parties qu'elles séparent auraient de plus petites dimensions. Je vous ferai remarquer encore que le protoplasma réparti dans toutes ces cloisons est toujours accumulé en quantité un peu plus considérable au niveau des noyaux.

Telle est la constitution de la cellule musculaire ou du faisceau primitif envisagé de la manière la plus générale. Il nous reste, pour en terminer l'étude, à considérer la substance striée elle-même, car c'est seulement quand nous en aurons une connaissance exacte que nous pourrons rechercher avec quelque espérance de succès le rôle du nerf dans le mécanisme de la contraction.

TRENTE-CINQUIÈME LEÇON

(26 AVRIL 1877)

Terminaison des nerfs dans les muscles striés.

Constitution du faisceau primitif du muscle strié (suite). — Substance musculaire. — Striation transversale et longitudinale. — Séparation en disques et en fibrilles. — *Sarcous elements* de Bowman. — Découverte de la strie d'Amici, et théorie de la case musculaire de Krause. — Strie intermédiaire de Hensen et théorie de Merkel ou de l'inversion.

Muscles de l'aile de l'hydrophile. — Mode de préparation. — Définition des différentes parties de la substance striée : Disque épais, disque mince, espace clair, strie intermédiaire. — La fibrille de l'aile de l'hydrophile est un cylindre primitif.

Muscles de l'œsophage de la blatte orientale. — Mode de préparation. — Avantage que présente pour l'étude la forme aplatie de ces muscles. — Observation des disques accessoires. — Examen des zones de contraction dans ces muscles.

Étude du muscle tendu et contracté, fixé dans cet état par injection interstitielle d'acide osmique. — Les disques épais raccourcis, les disques minces élargis. — Distinction de parties contractiles et de parties élastiques dans le faisceau primitif. — Rôle de ces parties dans le mécanisme de la contraction. — La division de la substance contractile en une grande quantité d'éléments très-petits est en rapport avec le mode de contraction.

Action du nerf sur le muscle. — Le muscle est-il irritable indépendamment du nerf ? — Expériences de J. Müller et Sticker et de Longet par la section des nerfs. Elles ne sont pas démonstratives. L'irritabilité du muscle pourrait être due à la portion du nerf qui y reste attachée. — Expériences de M. Cl. Bernard avec le curare. Démonstration de la sensibilité des éléments musculaires. — Le nerf agit-il sur le muscle en un point ou sur toute sa longueur? — Y a-t-il fusion ou simplement contact de la substance musculaire et de la substance nerveuse?

MESSIEURS,

Je me suis occupé, dans la dernière leçon, du faisceau musculaire primitif seulement au point de vue de la mor-

phologie. Je vous ai montré que ce faisceau peut être considéré comme une grande cellule allongée, contenant des canaux dans lesquels sont logés les cylindres primitifs, et que ces cylindres eux-mêmes sont creusés de canaux plus fins dans lesquels sont contenues les fibrilles. La cellule tout entière est une masse protoplasmique dans le sein de laquelle, outre la substance striée, il existe des noyaux en nombre plus ou moins considérable.

D'après ce schéma, la substance contractile serait essentiellement constituée par des fibrilles. L'existence de ces fibrilles peut-elle être nettement démontrée? C'est là une question importante, mais que nous ne pourrons aborder qu'après avoir fait une étude complète de la substance musculaire.

Examinons d'abord des fibres musculaires vivantes, conservées dans leur propre plasma, sans aucun liquide additionnel. Quand il n'y a pas de tissu conjonctif entre les faisceaux, comme chez les insectes, ou lorsque ce tissu est mince et délicat, comme chez le lapin, on réussit avec la plus grande facilité à isoler de petits groupes de faisceaux primitifs, à les étendre sur la lame de verre, à les recouvrir et à border la préparation assez vite pour éviter la dessiccation.

En considérant des faisceaux ainsi disposés, quel que soit du reste l'animal dont ils proviennent (mammifères, poissons, insectes), on est frappé de la régularité de leur structure. Ils présentent des stries transversales qui s'étendent d'un de leurs bords à l'autre, et des stries longitudinales qu'il est plus difficile de suivre dans toute leur longueur. Comme à l'aide de certains réactifs on obtient la séparation du faisceau en disques, tandis qu'à l'aide d'autres on détermine sa division en fibrilles ou en éléments fibrillaires, on est arrivé, il y a longtemps déjà, à

la conception des éléments musculaires (*sarcous elements* de Bowman). D'après cette conception, le faisceau musculaire tout entier serait constitué par de petits prismes placés très-régulièrement les uns à côté des autres. Une rangée longitudinale de ces éléments composerait la fibrille, tandis qu'une couche transversale de ces mêmes éléments formerait le disque; c'est à leur arrangement admirable que serait due la belle striation du faisceau primitif.

Cette théorie, formulée par Bowman dans sa simplicité première, a été appuyée ensuite sur une autre hypothèse, l'existence de deux espèces de ciment entre les éléments musculaires : un ciment longitudinal dissous par l'alcool, l'acide chromique, les bichromates alcalins, le sublimé, en un mot par toutes les substances qui durcissent le muscle, et un ciment transversal dissous par les acides dilués, par la potasse, en un mot par tous les réactifs qui ramollissent le muscle. C'est ainsi que l'on expliquait sans difficulté la division du faisceau tantôt en fibrilles, tantôt en disques. La simplicité même de cette hypothèse aurait dû faire naître des soupçons sur son exactitude ; mais je ne veux pas m'arrêter sur ce point, qui est aujourd'hui dépassé depuis longtemps.

Plusieurs histologistes, Amici entre autres, ayant examiné des muscles dans de bonnes conditions et avec d'excellentes lentilles, reconnurent que la striation musculaire n'était pas aussi simple qu'on l'avait admis jusqu'alors. Au milieu de l'espace qui sépare deux éléments musculaires superposés, ils remarquèrent une strie transversale fine qui tranchait sur les parties voisines par une réfringence plus grande. Cette observation ne permettait plus d'admettre que le faisceau primitif fût constitué simplement par des éléments placés au-dessus et à côté les uns des autres. Aussi l'hypothèse des *sarcous elements* fut-elle remplacée par

une série d'autres théories ; je ne vous en parlerai pas ici ; je vous rappellerai seulement que chacune des découvertes successives faites dans le détail de la structure de la fibre musculaire striée a amené de nouvelles théories sur sa constitution et surtout sur son mode de contraction, problème le plus intéressant de tous.

Une seule de ces théories subsiste encore aujourd'hui, et je dois par conséquent vous en dire quelques mots ; c'est la théorie de Krause, dite de la case musculaire. Pour Krause, la fibrille musculaire est un tube membraneux, divisé en une série de cases ou de compartiments par des cloisons transversales. Ces cloisons correspondent aux stries minces découvertes par Amici. La portion de la fibrille comprise entre deux stries minces superposées, c'est-à-dire la case musculaire, est remplie d'un liquide dans lequel nage un prisme plus dense. Le raccourcissement du faisceau est produit par le déplacement du liquide qui, dans la contraction, va se loger sur les côtés du prisme, tandis que les cloisons supérieure et inférieure de la case viennent s'appliquer à la face supérieure et à la face inférieure de ce dernier. D'après cette conception, l'élément musculaire (*sarcous element*) ne joue aucun rôle essentiel dans la contraction ; il devient un simple flotteur.

Cette théorie paraissait vraisemblable et fut adoptée généralement en Allemagne ; en France, on ne la connaissait guère que par ouï-dire.

En examinant d'autres muscles et en employant de nouvelles méthodes, on arriva à reconnaître une nouvelle strie transversale, au milieu même de l'élément musculaire. La théorie de la case musculaire n'était dès lors plus soutenable, et il fallait imaginer une autre hypothèse. Cette strie nouvelle, appelée strie de Hensen, du nom de celui qui l'avait découverte, fut considérée par quelques histologistes, et en-

tre autres par Merkel, comme une seconde cloison transversale, de sorte que la case musculaire de Krause serait ainsi divisée en deux demi-cases, et l'élément musculaire en deux demi-éléments séparés par la strie de Hensen. Au moment de la contraction, d'après Merkel, chacun de ces demi-éléments, constitué par une masse molle, se mélangerait au liquide contenu dans la demi-case correspondante, de sorte que pendant un court instant la striation disparaîtrait; puis, se transportant molécule à molécule, il viendrait s'accumuler sur la cloison médiane, c'est-à-dire sur la strie d'Amici. Dès lors, la partie sombre de la fibre, celle qui contenait auparavant les deux demi-éléments, serait maintenant claire et traversée seulement par la strie de Hensen; la partie qui était claire auparavant serait au contraire occupée maintenant par la substance contractile, rangée sur les deux faces de la cloison d'Amici. Il se produirait, par conséquent, pendant la contraction, une inversion de la striation, la partie claire devenant obscure et réciproquement.

Cette manière de voir, qu'on a appelée depuis théorie de l'inversion, et qui compte encore quelques partisans, s'appuie surtout sur l'observation directe de la contraction dans les faisceaux musculaires de la patte de l'hydrophile. Lorsqu'on répète cette expérience, l'aspect du muscle semble à première vue donner raison à Merkel et à ceux qui ont adopté sa théorie. Mais, étant données toutes les difficultés qu'il y a à observer un faisceau musculaire vivant, surtout quand il est en activité, étant données aussi toutes les causes d'erreur qui résultent de la superposition d'un aussi grand nombre de stries aussi fines, elle ne saurait avoir une valeur démonstrative. Du reste, l'apparence de l'inversion ne se produit que dans les ondes de contraction rapides du début de l'expérience, celles où précisément l'observation exacte est à peu près impossible,

parce que, à l'endroit où il se contracte, le faisceau musculaire se gonfle, et met par conséquent la surface que l'on examine en deçà du point de la vision distincte. Lorsque l'on observe, au contraire, des contractions plus lentes, qui n'agitent plus le faisceau musculaire que partiellement, comme celles qui se produisent après quelques minutes sur des fibres conservées dans le plasma de l'animal, on peut se convaincre que la striation qui existe dans le faisceau primitif à l'état de repos persiste pendant toutes les phases de sa contraction.

Je n'irai pas plus loin dans la discussion de cette question : il me faudrait plusieurs leçons pour vous l'exposer d'une manière complète. Je m'en suis occupé longuement dans mon cours de l'année dernière; ici j'y reviens simplement pour que vous ayez les faits bien présents à la mémoire, et que nous nous entendions sur les noms par lesquels je désignerai les différentes parties du faisceau primitif.

Nous allons examiner ensemble deux objets où ces différentes parties se voient avec la plus grande netteté et sur lesquels leur observation pourra être répétée facilement par chacun de vous.

Le premier de ces objets est la fibrille musculaire de l'aile de l'hydrophile. Je pourrais prendre aussi bien les fibres des ailes de tout autre insecte, car la disposition générale y est la même. Je choisis l'hydrophile, parce qu'on le trouve en toute saison et qu'on se le procure facilement.

Si, après avoir détaché une des élytres, nous réséquons une portion de la carapace au niveau de l'insertion de l'aile, nous mettons à découvert une masse d'une teinte jaunâtre, opaque, qui correspond au muscle de l'aile. Enlevons avec

des ciseaux une portion de cette masse, portons-la sur une lame de verre et dissocions-la avec les aiguilles en nous aidant de la demi-dessiccation pour tendre les fibrilles à mesure que nous les isolerons; puis laissons tomber sur elles une ou deux gouttes de la solution d'hématoxyline (voy. p. 150). Quand la coloration sera produite, lavons à l'eau pour enlever le superflu de la matière colorante, et, après avoir déshydraté au moyen de l'alcool absolu et éclairci avec l'essence de girofle, montons la préparation dans le baume du Canada.

Entre les faisceaux, dégagés d'une manière incomplète, nous trouverons des fibrilles complétement isolées, qui, atteintes sur toute leur surface par la matière colorante, apparaîtront d'un bleu intense. Examinées à un grossissement de trois cents à cinq cents diamètres, ces fibrilles (voy. Pl. VI, fig. 4, B), qui ont de deux à trois millièmes de millimètre de diamètre, se montrent constituées par une série de segments cylindriques colorés et séparés les uns des autres par des espaces incolores, traversés eux-mêmes à leur milieu par une fine strie transversale colorée. Nous appellerons le segment cylindrique coloré : disque épais; la strie fine : disque mince; nous donnerons le nom d'espace clair à la bande incolore qui sépare le disque mince du disque épais.

Si, au lieu de pratiquer la dissociation sur le muscle frais, nous le faisons macérer auparavant pendant vingt-quatre heures dans l'alcool au tiers et que nous le traitions ensuite comme nous l'avons dit, nous verrons se produire constamment (sur les fibrilles bien tendues) dans le disque épais un espace clair central, qui correspond à la strie de Hensen (voy. Pl. VI, fig. 4, A). Mais ce qui est important à noter, c'est que cet espace ne se colore pas, tandis que le disque mince qui correspond à la strie d'Amici

se colore. La strie de Hensen n'est donc pas une cloison comme la strie d'Amici, et dès lors la théorie que Merkel a fondée sur l'existence d'une seconde cloison n'est plus soutenable. Nous appellerons cette strie claire : strie ou espace intermédiaire.

Avant d'aller plus loin, je dois ajouter ici que, d'après mon observation, les fibrilles de l'aile de l'hydrophile ne doivent pas être considérées comme des fibrilles proprement dites, c'est-à-dire comme les derniers éléments indécomposables de la substance musculaire striée. J'ai vu en effet très-nettement et à plusieurs reprises une fibrille de l'aile se bifurquer en deux fibrilles plus fines et inégales. Or, l'hypothèse de l'existence de la fibrille comme dernier élément du muscle strié était fondée précisément sur l'observation des muscles de l'aile de l'hydrophile, qui, se séparant spontanément en fibres très-fines, semblaient donner à l'histologiste le type de la fibrille qu'il ne pouvait isoler qu'artificiellement dans les autres muscles. Si donc, comme je l'ai constaté, ces fibrilles sont décomposables, elles ne forment plus l'élément primitif, et l'existence même de la fibrille en tant qu'unité morphologique doit être remise en question. La fibrille de l'aile de l'hydrophile correspond, à mon avis, au cylindre primitif des vertébrés.

Le second objet dont j'ai à vous entretenir est la fibre de l'œsophage de la blatte orientale.

Cet insecte, le cafard des boulangers, que vous pourrez toujours vous procurer facilement, possède un œsophage dont la portion renflée occupe presque toute la longueur de l'abdomen. C'est sur la tunique musculaire de cet œsophage que l'on peut faire les meilleures observations relativement à la constitution de la fibre striée. J'ai fait ces observations tout récemment et je suis bien

aise de vous en faire part, parce qu'elles sont absolument décisives pour la solution d'un certain nombre des questions en discussion sur la substance musculaire et sur la contraction.

Comme ces muscles sont très-délicats, il faut prendre quelques précautions pour les préparer. Voici comment je vous conseille de procéder :

Une blatte (il est indifférent qu'elle soit adulte ou en voie de subir ses métamorphoses) est fixée sur une lame de liége par deux épingles implantées, l'une à la tète, l'autre à la partie postérieure du corps. Entre deux des anneaux de l'abdomen, on fait pénétrer la pointe de la canule d'une seringue hypodermique chargée d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100 ; on enfonce la canule dans le corps de l'animal et on fait l'injection. Le liquide gonfle l'abdomen et pénètre dans la cavité viscérale. La canule est ensuite retirée, et l'insecte est mis sous une cloche pendant un quart d'heure. Au bout de ce temps, l'effet du réactif est produit. La blatte est alors placée dans l'eau, et, l'abdomen et le thorax étant largement ouverts par deux incisions latérales, on voit flotter l'œsophage et les glandes salivaires. L'œsophage est enlevé, dégagé des tubes de Malpighi et des trachées qui l'entourent, et incisé suivant sa longueur. Il se présente alors sous la forme d'une membrane parcheminée, constituée par une tunique externe musculaire et nerveuse, et par une tunique interne épithéliale doublée d'une cuticule élégante. L'épithélium et la cuticule sont gênants pour l'observation de la couche musculaire, et, comme ils y adhèrent fortement, il est impossible de les en séparer dans toute leur étendue ; cependant, en s'aidant de la pince et des aiguilles, on arrive à obtenir des lambeaux neuro-musculaires d'une dimension suffisante.

En les examinant tels quels, vous pourrez faire déjà une

très-bonne observation. Les faisceaux musculaires minces qui entrent dans la constitution de ces lambeaux, et qui sont anastomosés à la façon de ceux du cœur, montrent une admirable striation transversale. Pour mieux la distinguer dans tous ses détails, il est nécessaire de colorer avec l'hématoxyline. Cette substance agira d'une façon complète, puisque le séjour des tissus dans l'acide osmique n'a duré que peu de temps; mais pour obtenir de bonnes préparations, il faut que la membrane soit suffisamment tendue au moment où l'on fait agir la matière colorante; on réalise cette condition au moyen du tour de main de la demi-dessiccation.

Après avoir lavé la préparation et l'avoir montée dans la glycérine, nous reconnaîtrons, en l'examinant à un grossissement de 200 à 300 diamètres, que les faisceaux musculaires y sont plats, constitués par une seule couche de fibrilles disposées régulièrement les unes à côté des autres; lorsque l'extension est complète, ces fibrilles se montrent séparées par des bandes longitudinales claires, qui correspondent au protoplasma du faisceau.

Analysons maintenant ces fibrilles. L'espace entre deux disques minces consécutifs y montre deux stries intermédiaires (voy. Pl. VI, fig. 5); en d'autres termes, le disque épais est divisé en trois portions : un disque principal au milieu et deux disques accessoires aux extrémités.

Ces disques accessoires sont connus depuis longtemps. Brücke en a constaté l'existence dans les muscles observés à la lumière polarisée. Chez certains insectes, il existe même deux disques accessoires de chaque côté du disque épais, de sorte que l'on y distingue quatre stries intermédiaires.

Le nombre des membres qui constituent un disque épais est donc essentiellement variable. C'est là une donnée dont il est nécessaire de tenir compte dans la théorie de la contraction.

Lorsque l'extension obtenue au moyen de la demi-dessiccation a été un peu forte, il arrive quelquefois que l'intervalle entre deux disques minces ayant été anormalement agrandi, la partie centrale du disque épais est séparée soit à l'une de ses extrémités, soit à l'autre, de ses disques accessoires, tandis que ces derniers conservent leurs rapports avec le disque mince ; elle prend alors une position variable dans l'espace qui lui est ménagé.

Cette observation établit que le disque central est séparable des disques accessoires, et que les uns et les autres ont par conséquent une existence bien réelle.

J'ai encore à vous parler d'un autre fait que l'on observe sur les fibres musculaires de l'œsophage de la blatte orientale : l'injection dans la cavité viscérale de l'insecte d'un liquide aussi irritant que l'acide osmique a provoqué la contraction de l'œsophage. Aussi trouve-t-on, de distance en distance, sur les faisceaux musculaires plats qui le recouvrent, des zones de contraction. Dans ces zones, où il serait impossible de distinguer les détails que je viens de décrire, on remarque seulement des stries alternativement claires et foncées très-rapprochées les unes des autres. Entre les parties contractées et celles qui sont en extension complète, il en existe d'intermédiaires, où l'on peut suivre les changements successifs apportés par la contraction dans le faisceau musculaire strié. Ici, les illusions que je vous signalais à propos des fibres musculaires vivantes ne peuvent plus se produire, puisque notre observation porte sur des faisceaux plats constitués par une seule couche de fibrilles.

Examinons donc ces parties intermédiaires, en commençant par celles qui sont au voisinage immédiat du muscle tendu à l'état de relâchement. La première modification que l'on remarque dans ces portions légèrement contrac-

tées consiste en ce que les disques accessoires se rapprochent du disque principal et se confondent avec lui; mais, dans le cylindre formé par leur réunion, les extrémités sont plus fortement colorées que le centre, ce qui tient à ce que les disques accessoires ont pour la matière colorante une affinité plus considérable. Dans la région la plus voisine de la zone de contraction, les espaces clairs des deux côtés du disque mince ont disparu à leur tour, et la striation est formée simplement par des bandes alternatives claires et foncées. Les bandes foncées sont constituées par le disque mince et les deux disques accessoires qui le touchent, et les bandes claires par la partie centrale du disque épais. Entre ces deux dispositions extrêmes, vous pourrez suivre tous les degrés de transition et vous rendre compte ainsi de l'erreur qui a fait croire à un changement fondamental dans la structure du muscle lorsqu'il passe de l'état de repos à l'état de contraction. En un mot, l'inversion n'existe pas; lorsqu'une fibrille musculaire se contracte, ses différentes parties se rapprochent ou se tassent, mais sa structure essentielle ne se modifie pas.

Aux conclusions que je viens de tirer de cette observation on peut objecter que les zones de contraction ne représentent pas le mode de contraction normal et physiologique. En effet, lorsque l'on fait contracter un muscle en excitant le nerf qui s'y rend ou en faisant passer dans le sens de ses fibres un courant interrompu, il ne se produit pas d'ondes musculaires; le muscle se contracte également dans toute sa longueur. C'est un fait qu'Aeby, l'auteur qui a le premier décrit les ondes de contraction, a établi il y a déjà longtemps.

Il est cependant possible de déterminer, au moyen d'une expérience dont je vais maintenant vous parler, quelles sont les modifications qui se produisent dans la fibre musculaire

au moment de la contraction. Je vous ferai remarquer d'abord qu'un muscle contracté n'est pas nécessairement raccourci. C'est ainsi que nous pouvons, par un effort de volonté, contracter notre biceps jusqu'à le durcir, sans néanmoins plier le bras; dans ce cas, le muscle est à la fois contracté et tendu. Il y a même lieu de considérer au muscle quatre états différents : il peut être au repos et revenu sur lui-même; au repos et tendu; à l'état de contraction et raccourci, et enfin à l'état de contraction et tendu.

Lorsqu'un faisceau primitif est raccourci, qu'il soit contracté ou non, on n'y distingue qu'une striation simple, formée par des bandes alternatives claires et foncées. Lorsqu'il est tendu, on y observe dans une succession régulière un disque épais, un premier espace clair, un disque mince, un second espace clair, un nouveau disque épais, etc.

Il est difficile d'observer un faisceau musculaire étant à la fois à l'état d'extension et de contraction. On pourrait à la rigueur faire contracter sous le microscope un de ces faisceaux convenablement tendu, mais on ne serait jamais assuré que la contraction s'y produit effectivement. Il vaut mieux chercher à réaliser ces conditions par une voie détournée, en mettant un muscle tout entier dans l'état que l'on désire et en le fixant dans cet état par une injection interstitielle d'acide osmique. Ce réactif, arrivant au contact immédiat d'un certain nombre de faisceaux primitifs, les immobilisera dans leur forme, que l'on pourra ensuite examiner à loisir.

Pour avoir un point de comparaison qui permette d'apprécier les modifications que la contraction apporte dans un muscle tendu, nous commencerons par faire une préparation d'un muscle tendu à l'état de repos. L'expérience nous a appris que c'est sur les muscles rouges de lapin ou

sur les muscles de la tortue qu'il faut opérer pour avoir les résultats les plus frappants.

Voici comment il convient de procéder. Chez un lapin, découvrons le demi-tendineux, puis, après avoir disposé la patte de manière que le muscle se trouve en extension, pratiquons-y au moyen de la seringue hypodermique une injection interstitielle d'acide osmique à 2 pour 100. Quelques minutes après, le muscle sera détaché et porté dans l'eau; la partie fixée par l'acide osmique sera reconnaissable à sa couleur brune, et, comme les faisceaux auront été écartés les uns des autres par l'injection, il sera facile de les isoler et de les monter en préparation.

Dénudons maintenant de la même façon le muscle demi-tendineux du côté opposé dans toute sa longueur. Fixons à son extrémité supérieure un fil métallique mis en communication avec l'un des électrodes d'une bobine d'induction; attachons l'extrémité de l'autre électrode autour de la base de la canule entièrement métallique de la seringue chargée de la solution d'acide osmique, et enfonçons cette canule dans l'autre extrémité du demi-tendineux. Cela fait, disposons la patte de manière à maintenir ce muscle en extension, et, en même temps que nous établissons le courant, injectons l'acide osmique dans le muscle. Ses faisceaux seront immédiatement fixés; ils seront ensuite préparés comme je vous l'ai dit il y a un instant.

Les deux muscles demi-tendineux du lapin nous fournissent ainsi des faisceaux musculaires qui se sont trouvés dans les mêmes conditions, sauf une seule, celle dont nous voulons déterminer l'influence; ils seront donc exactement comparables. J'ai disposé devant vous deux préparations. Dans l'une d'elles, vous observerez les faisceaux du demi-tendineux tendu et non contracté; vous y reconnaîtrez les disques épais, les disques minces et les espaces clairs,

et vous constaterez qu'entre les deux espèces de disques il y a une grande différence de hauteur. Dans la préparation des faisceaux contractés et tendus, au contraire, les disques épais ont diminué de longueur, tandis que les disques minces sont devenus beaucoup plus longs, à tel point qu'il est parfois difficile de les distinguer les uns des autres.

Cette observation nous conduit à reconnaître dans les faisceaux musculaires des parties qui, au moment de la contraction, diminuent de longueur, ce sont les parties contractiles proprement dites (disques épais), tandis que d'autres, au contraire, sont susceptibles d'augmenter de longueur, ce sont des parties élastiques (disques minces et espaces clairs).

Dans le mécanisme de la contraction, ces parties élastiques sont destinées à régulariser le mouvement et à assurer l'utilisation d'une plus grande partie de la force dégagée. C'est pour cela que, dans les muscles à travail lent et continu, comme les muscles rouges du lapin et les muscles de la tortue, elles sont plus accusées que dans les muscles blancs. La contraction exerce son premier effet sur ces parties qui cèdent et se distendent, et qui ensuite, revenant sur elles-mêmes, restituent la force qui les avait distendues et assurent ainsi l'exécution d'un mouvement moins rapide, mais plus soutenu que celui des muscles blancs.

Quant à la substance contractile du faisceau, nous devons nous demander pourquoi elle est fragmentée en un aussi grand nombre de disques, et pourquoi chez les insectes cette fragmentation est encore augmentée par la division du disque épais en plusieurs disques accessoires. Il semblerait au premier abord que le même résultat eût été atteint par la juxtaposition dans un faisceau musculaire d'une seule portion contractile unie à une seule portion élastique. Les conditions physiques seraient à peu près les mêmes, il est

vrai. Mais la contraction est loin d'être simplement un acte physique; elle ne peut s'effectuer sans des échanges nutritifs qui restaurent à chaque instant dans le muscle la force qu'il dépense. Je crois même qu'il se produit encore d'autres échanges dont le résultat est de modifier la forme et le volume des disques épais, mais je n'entrerai pas dans la discussion de cette question, qui me mènerait trop loin. Il me suffit, pour ce que je veux vous démontrer, d'avoir rappelé que les échanges nutritifs sont une condition indispensable de la fonction du muscle, et que, de même que cette fonction, ils doivent s'accomplir avec rapidité. Il faut donc qu'ils puissent s'exécuter en même temps sur la plus grande surface possible, et c'est là la condition réalisée par cette fragmentation de la substance contractile en un grand nombre de parties. Vous savez en effet que, plus un corps est petit, plus s'accroît le rapport de sa surface à son volume. Il suit de là que les disques épais d'un faisceau musculaire présentent une surface beaucoup plus considérable que s'ils étaient réunis en une seule masse et permettent par conséquent des échanges beaucoup plus rapides. La striation transversale est donc en rapport avec le mode suivant lequel se fait la contraction; plus les stries d'un muscle sont fines, plus ses disques sont fragmentés, et plus aussi la contraction peut être instantanée.

Le mécanisme suivant lequel le muscle se contracte nous étant connu, nous devons nous demander maintenant comment le nerf agit sur le muscle pour en déterminer la contraction.

Vous savez qu'au siècle dernier Haller a soutenu que les fibres musculaires sont irritables, c'est-à-dire qu'en dehors de toute action des nerfs elles se contractent quand on les

excite directement. En montrant ainsi que les tissus ont une vie individuelle, indépendante jusqu'à un certain point du reste de l'organisme, Haller fit faire à la physiologie un immense progrès. Toutefois, la question spéciale de savoir si les muscles sont susceptibles de se contracter en dehors de toute participation du système nerveux est restée en discussion jusque dans ces derniers temps.

Je vous ferai remarquer d'abord que l'irritabilité, c'est-à-dire cette réaction motrice d'un élément ou d'un tissu sous l'influence d'un excitant, comprend deux propriétés distinctes, la sensibilité et la motricité.

Par exemble, lorsqu'une cellule lymphatique, sous l'influence d'une irritation quelconque, présente des mouvements amiboïdes, c'est qu'elle a été impressionnée; elle jouit donc de la sensibilité. Considérons maintenant un faisceau primitif et l'appareil nerveux qui lui correspond; nous devons nous demander si les fonctions que nous trouvons confondues dans la cellule lymphatique n'y seraient pas séparées, la sensibilité appartenant seulement au nerf, tandis que le muscle en serait dépourvu. En un mot, lorsque par l'excitation directe de la fibre musculaire nous y déterminons un mouvement, ce mouvement est-il la réaction de la sensibilité de la substance musculaire elle-même, ou n'est-il pas produit par des expansions de la fibre nerveuse qui y arrive, de sorte que ce serait en dernière analyse l'élément nerveux qui recevrait l'impression et commanderait le mouvement.

J. Müller et Sticker ont essayé de résoudre la question par une expérience. Ils ont pratiqué la section d'un nerf mixte et ont constaté que, lorsque le segment périphérique de ce nerf a perdu ses propriétés, le muscle est encore excitable. D'après eux, ce fait montrerait que la fibre musculaire peut se contracter en dehors de toute influence nerveuse et éta-

blirait par conséquent l'existence de l'irritabilité musculaire. Longet a repris les mêmes expériences (voy. t. I, p. 271) et est arrivé aux mêmes conclusions.

Cependant ces expériences ne sauraient démontrer d'une façon absolue que les muscles se contractent en dehors de toute action du nerf.

En effet, si, quelques jours après qu'on l'a sectionné, un nerf semble avoir perdu ses propriétés, c'est-à-dire s'il ne transmet plus au muscle les excitations qu'on lui imprime, c'est, comme nous l'avons établi (voy. p. 23 et t. I, p. 323), parce que la continuité des cylindres-axes qu'il renferme est interrompue. Rien ne prouve que les différents fragments dans lesquels ces cylindres-axes ont été divisés aient perdu leurs propriétés essentielles, car, immédiatement après la section du nerf, alors que les éléments du segment périphérique sont déjà séparés de leur centre, ce segment est encore excitable; il conserve même ses propriétés pendant quarante-huit heures, comme on le reconnaît aux mouvements que, sous l'influence d'une excitation, il détermine dans les muscles où il se rend.

Supposons maintenant que, au-dessous du point que nous avons d'abord sectionné, nous pratiquions immédiatement une nouvelle section, nous obtiendrons ainsi un tronçon du nerf dans lequel très-certainement les tubes nerveux ont conservé leurs propriétés essentielles, mais où il nous est impossible de les voir se manifester, parce que ce segment réséqué n'est plus en rapport avec les muscles. Chaque tronçon des cylindres-axes du segment périphérique d'un nerf sectionné pourrait donc avoir conservé ses propriétés essentielles, alors que les altérations dites dégénératives se seraient produites.

Dès lors le dernier tronçon du cylindre-axe d'un tube nerveux moteur dégénéré, celui qui est en rapport intime avec

la substance musculaire, ayant conservé son excitabilité, on peut très-bien supposer que c'est lui qui est atteint par l'excitation portée directement sur la fibre musculaire. Dans cette hypothèse, ce serait en réalité l'élément nerveux qui, agissant sur la substance contractile, la mettrait en mouvement.

Les expériences de J. Müller et Sticker et de Longet ne sauraient donc prouver que l'irritabilité du muscle existe en dehors de toute participation du système nerveux.

Je n'en dirai pas autant de celles que M. Claude Bernard a faites sur les grenouilles et sur d'autres animaux au moyen du curare. Ces expériences, vous les connaissez, et dernièrement encore je les ai répétées devant vous (voy. p. 196). Elles sont à l'abri de toute objection. En effet, le curare paralyse les nerfs moteurs d'une manière complète. Dès lors, son action doit s'exercer sur les cylindres-axes de ces nerfs et les atteindre dans toute leur longueur. Comme, chez un animal curarisé, les muscles sont directement excitables alors qu'il est impossible de les faire contracter en agissant sur leurs nerfs, il faut nécessairement admettre qu'ils possèdent une sensibilité propre, en d'autres termes qu'ils sont capables de recevoir une impression et d'y répondre par un mouvement; en un mot, ils sont irritables.

Ce fait étant acquis, on est conduit à penser qu'à l'état normal le nerf, au moment où il détermine une contraction dans le muscle, agit sur lui comme le ferait un excitant direct. Vous savez que, lorsque nous excitons un faisceau primitif en un point, il se produit une onde de contraction qui se propage peu à peu jusqu'aux extrémités du faisceau. Nous devons déterminer si le nerf agit d'une façon analogue sur un point limité, ou si, au contraire, il a sur le faisceau musculaire une action différente de celle que nous réalisons expérimentalement et qui s'exercerait à

la fois sur tous les disques épais d'un faisceau. En un mot, la question qui s'impose à nous revient à celle-ci : le nerf est-il en simple contact avec le muscle, ou y a-t-il au contraire fusion complète des deux éléments ?

Sans vouloir préjuger la réponse, je vous dirai d'avance que la fusion complète est peu probable. Rappelez-vous la cellule neuromusculaire de l'hydre, dont je vous ai parlé dans ma première leçon (voy. t. I, p. 11 et 12). Dans cette cellule, qui est à la fois épidermique, sensitive, motrice et musculaire, et dans laquelle par conséquent la différenciation est encore à l'état tout à fait rudimentaire, la partie musculaire est cependant déjà distincte de la partie nerveuse. A mesure que l'on s'élève dans la série, cette différenciation s'accuse, et chaque partie en vient à posséder un noyau distinct et à constituer un élément cellulaire. Dans les animaux supérieurs, la cellule musculaire d'une part et la cellule nerveuse de l'autre sont indépendantes d'abord et n'arrivent à se réunir que plus tard. Il est donc difficile d'admettre qu'il y ait fusion complète entre les deux éléments.

Il est probable par conséquent que la fibre nerveuse agit simplement sur un point de la fibre musculaire. Néanmoins la question n'est pas encore tranchée; c'est là précisément le problème que la physiologie livre à l'histologie et que nous allons essayer de résoudre.

TRENTE-SIXIÈME LEÇON

(1er MAI 1877)

Terminaison des nerfs dans les muscles striés.

Revue historique. — *Recherches anciennes.* — Observations de Doyère sur les Tardigrades. — Terminaison de la fibre nerveuse en une éminence appliquée sur le faisceau primitif. — Confirmation de ce fait par de Quatrefages, Meissner, Kölliker. — Divisions des tubes nerveux observées par Savi dans l'organe électrique de la torpille, par J. Müller et Brücke dans les muscles de l'œil du brochet, par Reichert dans le muscle peaucier de la grenouille. — Rodolphe Wagner. Comparaison des terminaisons dans les muscles avec les terminaisons dans l'organe électrique. — Pénétration de la fibre nerveuse sous le sarcolemme.

Recherches modernes. — Elles doivent être divisées en trois périodes, suivant les méthodes. — Période des acides faibles, période de l'argent, période de l'or.

Période de l'observation à l'état frais ou avec les acides faibles. — 1° Observations chez la grenouille. — Kühne : buisson terminal situé sous le sarcolemme avec extrémités libres. — Margo : réseau terminal situé sous le sarcolemme. — Kölliker : extrémités libres en dehors du sarcolemme. — Beale : réseau en dehors du sarcolemme. — 2° Observations étendues à d'autres animaux que la grenouille. — Rouget : recherches sur le lézard. — Plaque terminale motrice constituant une expansion du cylindre-axe, située sous le sarcolemme. — Krause : plaque terminale en dehors du sarcolemme. Division du cylindre-axe en fibres pâles terminées par des boutons. — Second travail de Kühne, dans lequel il nie les fibres pâles de Krause et maintient la situation de la plaque sous le sarcolemme.

Période de l'argent. — Cohnheim : confirmation de l'existence des fibres pâles de Krause. — Troisième travail de Kühne, dans lequel il admet les fibres pâles qu'il avait niées auparavant. Première description complète de la terminaison nerveuse. Le sarcolemme se confond avec la gaîne du nerf. Le cylindre-axe en s'arborisant constitue la plaque terminale. Cette plaque est doublée d'une semelle granuleuse munie de noyaux.

Messieurs,

Nous abordons aujourd'hui la question de la terminaison des nerfs dans les muscles striés. Pour faire une étude con-

venable de ces terminaisons, il nous était nécessaire de connaître exactement la structure des muscles. Dans les leçons précédentes, je vous en ai rappelé les traits les plus importants. Il fallait d'autre part avoir analysé aussi complétement que nous l'avons fait la constitution des nerfs périphériques.

Les données les plus anciennes sur la terminaison des nerfs dans les muscles remontent à 1840. Doyère, dans un travail important sur les Tardigrades, décrivit pour la première fois exactement les rapports des nerfs avec les faisceaux musculaires. Il put déterminer que les fibres nerveuses se terminent sur ces derniers par des sortes d'éminences ou de collines. Pour lui, cette terminaison constituerait une union intime entre la fibre nerveuse et la fibre musculaire[1].

Ces recherches de Doyère sur le *Milnesium Tardigradum* sont restées longtemps inconnues aux histologistes, ce qui montre qu'à cette époque ils n'étaient pas en relations bien suivies avec les naturalistes. Ces derniers, en effet, con-

[1] « On voit très-clairement chez les Tardigrades la manière dont les nerfs se rattachent aux muscles. Au moment d'arriver sur le muscle, le nerf s'épanouit et prend l'aspect d'une substance gluante ou visqueuse, qui serait coulée sur le muscle, l'envelopperait dans certains cas, le plus souvent s'étendrait sur une de ses faces en couche de plus en plus mince, et dans une portion considérable de sa longueur, et peut-être même dans sa longueur tout entière. Cette substance chez un tardigrade engourdi paraît granulée ou ponctuée comme les ganglions eux-mêmes; puis, quand l'engourdissement se dissipe, cet aspect va disparaissant de plus en plus, jusqu'à ce que, la substance ayant repris une homogénéité et une limpidité complètes, les rapports des derniers filaments nerveux avec les muscles ne s'y puissent plus apercevoir.

Ce mode de distribution du système nerveux dans le système musculaire est assez singulier, assez en dehors des idées que nous nous faisons des rapports de ces deux systèmes chez les animaux supérieurs, pour qu'il doive se trouver quelques personnes disposées à l'accueillir avec doute; aussi croirai-je devoir ajouter que, de tous les faits relatifs au système nerveux, il n'en est pas un qui soit plus apparent ni plus facilement saisissable. »

Doyère. Mémoire sur les Tardigrades. *Annales des sciences naturelles*, 1840, t. XIV, p. 346.

naissaient parfaitement l'observation de Doyère, et plusieurs d'entre eux, parmi lesquels il convient de citer de Quatrefages, Meissner, Kölliker, la confirmèrent et l'étendirent à d'autres animaux.

A la même époque, les histologistes s'en tenaient encore à la description de Valentin et d'Emmert; ils admettaient avec ces auteurs la terminaison des nerfs par des anses; Henle[1], dans son *Anatomie générale*, ajoute à son exposé des opinions contemporaines toute une série d'observations qui confirment, d'après lui, l'existence des anses nerveuses terminales dans les muscles. Il est vrai que, lorsque l'on examine un ensemble de faisceaux musculaires et de fibres nerveuses, on voit la plupart de ces dernières se recourber après un certain trajet pour s'associer à des fibres voisines; mais les anses qu'elles forment ainsi ne sont pas des terminaisons. Au surplus, les histologistes et les physiologistes, en admettant que les dernières ramifications nerveuses se rejoignent ainsi l'une l'autre, ne faisaient autre chose en somme que nier l'existence de terminaisons proprement dites; aussi ne pouvaient-ils plus concevoir qu'une action très-indirecte et très-éloignée du nerf sur le muscle.

Pendant ce temps, il se faisait une série de travaux préparatoires qui devaient bientôt changer la face de la question. Parmi ces travaux, je dois vous rappeler les recherches de Savi sur la terminaison des nerfs dans l'organe électrique de la torpille (voy. p. 91 et 92). Ce fut, en effet, cet auteur qui signala pour la première fois la division d'un tube nerveux en plusieurs autres tubes nerveux plus petits.

A peu près à la même époque, Jean Müller et Brücke[2], en étudiant la distribution des nerfs dans les muscles de l'œil

[1] Henle. *Anatomie générale*, trad. française, 1843, t. II, p. 193.
[2] J. Müller. *Manuel de physiologie*, trad. franç., 1845, t. I, p. 521.

du brochet, reconnurent que les tubes nerveux s'y divisent dichotomiquement, et confirmèrent ainsi pour les nerfs moteurs la découverte de Savi sur les nerfs électriques.

Plus tard, Reichert[1] trouva dans le muscle peaucier thoracique de la grenouille un excellent objet d'étude pour reconnaître la division des fibres nerveuses. Il remarqua que le nerf qui entre dans ce muscle contient de 6 à 10 tubes nerveux seulement, tandis que l'on peut y compter de 280 à 340 fibres terminales. Il en résultait manifestement qu'un tube nerveux peut en se divisant donner naissance à un très-grand nombre de tubes de la même espèce.

A peu près en même temps, Rodolphe Wagner[2], qui venait de faire des études approfondies sur l'organe électrique de la torpille, et qui, par suite d'observations insuffisantes, avait vu les nerfs s'y terminer librement, pensa — et c'est une opinion qui s'est maintenue depuis lors et que partagent encore aujourd'hui tous les histologistes — qu'il y avait une comparaison à établir, au point de vue de la terminaison des nerfs, entre les organes électriques et les muscles. Or, comme il croyait avoir observé assez nettement la terminaison nerveuse dans les organes électriques, il alla du connu à l'inconnu, ainsi qu'on est naturellement entraîné à le faire, et fut d'emblée conduit à douter de l'existence des anses terminales de Valentin. Ses observations portèrent sur les muscles hyoïdiens de la grenouille, où il reconnut que les tubes nerveux, après s'être divisés dichotomiquement, se dépouillent de leur gaîne de myé-

[1] Reichert. *Ueber das Verhalten der Nervenfasern bei dem Verlauf, der Vertheilung und Endigung in einem Hautmuskel des Frosches.* Müller's Arch., 1851, p. 29.

[2] R. Wagner. *Neue Untersuchungen ueber den Bau und die Endigungen der Nerven.* Leipzig, 1847.

line, traversent le sarcolemme et viennent se perdre dans la substance musculaire.

La question en était là en 1862, et dans la plupart des traités classiques on figurait encore à cette époque les nerfs se terminant en anse dans l'intérieur des muscles. Mais, de 1862 à 1864, il parut une série de travaux qui modifièrent profondément les vues adoptées jusque-là, et parmi lesquels il convient de citer ceux de Kühne, de Margo, de Kölliker, de Rouget, de Krause, de Waldeyer, d'Engelmann et de Cohnheim.

En 1862, Kühne[1] publia ses premières recherches sur la terminaison des nerfs dans les muscles, et principalement des muscles de la grenouille. On savait à cette époque que Wagner avait cherché à démontrer le passage des tubes nerveux à travers le sarcolemme, et à établir ainsi leur communication directe avec la substance musculaire. On savait également que Doyère avait observé chez les Tardigrades l'union intime du nerf et du muscle. Aussi le fait sur lequel Kühne a insisté principalement, la pénétration du nerf sous le sarcolemme, n'était-il pas un fait nouveau; mais il ajouta cependant quelque chose, et même quelque chose d'important, aux observations anciennes. Au lieu de constater simplement que la fibre nerveuse arrive sur le faisceau musculaire, traverse le sarcolemme et se perd dans la substance striée, il reconnut que cette fibre forme, en se divisant et en se subdivisant, un système de fibres auquel il donna le nom de buisson terminal (*Endbusch*) et que nous appellerons buisson de Kühne. Il est nécessaire, en effet, de donner de suite un nom à cette figure singulière que la fibre nerveuse forme dans la fibre musculaire de la grenouille, parce que cette terminaison, dif-

[1] Kühne. *Ueber die peripherischen Endorgane der motorischen Nerven.* Leipzig, 1862.

férente de celle que nous rencontrerons chez les reptiles écailleux, les mammifères et les oiseaux, a été une de celles qui ont soulevé le plus de controverses, et qu'il en sera très-souvent question dans cet exposé historique et dans notre étude expérimentale.

Kühne alla plus loin encore. Il vit les branches de ce buisson se terminer chacune par un corps arrondi ou ovalaire qu'il nomma le bouton terminal et auquel il attribua une structure assez complexe, puisqu'il la compara à celle du corpuscule de Pacini.

A la même époque, un histologiste de Pesth, Margo[1], qui ne connaissait probablement pas le travail de Kühne, vit, comme cet auteur, la fibre nerveuse pénétrer à travers le sarcolemme pour se mettre directement en rapport avec la substance musculaire proprement dite. Mais, dans l'intérieur du faisceau primitif, il ne reconnut pas l'existence d'un buisson analogue à celui de Kühne et dont les branches se termineraient par des boutons. D'après lui, les fibres nerveuses se poursuivraient au delà et, en se divisant et en s'anastomosant entre elles, formeraient à l'intérieur du faisceau musculaire un réseau complexe, à mailles allongées suivant l'axe de ce faisceau. Les noyaux musculaires seraient logés dans l'épaisseur de ces fibres, soit à leurs points d'entre-croisement, soit en d'autres endroits de leur trajet, de sorte que tous les noyaux qui occupent l'intérieur du faisceau primitif appartiendraient soit aux fibres nerveuses, soit à leurs gaînes.

Margo partageait donc l'opinion de Wagner et de Kühne, en ce sens qu'il affirmait la pénétration du nerf sous le sarcolemme ; mais il différait de Kühne en ce que, au lieu

[1] Margo. *Ueber die Endigung der Nerven in der quergestreiften Muskelsubstanz*, 1862.

d'admettre, comme ce dernier, des extrémités libres, il croyait à l'existence d'un réseau sans terminaisons proprement dites. La question qui sépare ces deux histologistes est la même que nous avons déjà discutée à propos de l'organe électrique de la torpille; il s'agit toujours de savoir s'il existe ou s'il n'existe pas des terminaisons nerveuses libres.

Tous les histologistes cependant ne furent pas d'accord sur le premier point, celui sur lequel s'entendaient les trois observateurs que je viens de citer, je veux dire la pénétration de la fibre nerveuse sous le sarcolemme. Kölliker[1] fit à Kühne une forte opposition, et soutint que tout le buisson terminal, dont il ne contestait pas du reste l'existence, se trouve, non pas au-dessous du sarcolemme, mais à sa surface externe.

De son côté, Beale, qui faisait des recherches sur le même sujet, pour son propre compte plutôt que par esprit de critique, et qui appliqua à cette observation son réactif préféré, le carmin additionné de glycérine, que l'on a appelé carmin de Beale, crut voir les fibres nerveuses se terminer par un réseau. Mais, d'après lui, ce réseau serait à la surface de la fibre musculaire ou entre les différentes fibres, et jamais il ne se trouverait sous le sarcolemme.

Ainsi, Kölliker et Kühne d'une part, Margo et Beale de l'autre, ont des opinions semblables sur la forme, et différentes sur la situation de la terminaison nerveuse dans les muscles. Kölliker reconnaît l'existence du buisson de Kühne, mais il le place en dehors du sarcolemme. Beale admet avec Margo la terminaison en réseau, mais il soutient que ce réseau est à la surface du sarcolemme, et même entre les différents faisceaux primitifs.

Dans toute cette discussion, il est essentiel que je le

[1] Voy. Kölliker. *Traité d'histologie.*

fasse remarquer, il s'agissait seulement de la grenouille verte, ce qui n'empêchait pas Kühne d'étendre la portée de son observation, et d'admettre que chez les mammifères les terminaisons sont semblables à celles de la grenouille.

La discussion restait pendante, et il est probable qu'elle serait demeurée au même point si l'on avait continué à n'observer les faits que chez la grenouille. M. Rouget[1] a eu l'excellente idée, je dirai même la bonne fortune, d'étendre ses recherches à d'autres animaux. Il a choisi les reptiles écailleux, et ses premières observations ont porté sur un animal très-commun, le lézard gris, *Lacerta agilis* ou *muralis*. Les travaux de Rouget ont fait faire un grand pas à la question, je me plais à le reconnaître, bien que sur certains points nous ne soyons pas d'accord.

Examinant la distribution des nerfs dans les muscles du lézard, Rouget remarqua que les fibres à myéline, après s'être divisées et subdivisées de manière à constituer une arborisation complète, semblent se terminer par des extrémités libres entre les faisceaux. Poursuivant l'étude de ces extrémités, il reconnut qu'elles sont fixées au sarcolemme et qu'à ce niveau il existe sur le faisceau primitif une saillie, constituée par une masse granuleuse munie d'un certain nombre de noyaux et assez semblable à l'éminence que Doyère avait signalée. Rouget désigna cette masse granuleuse, placée au-dessous du sarcolemme, et dans laquelle vient se terminer la fibre nerveuse, sous le nom de plaque terminale.

Voici comment il comprend la constitution de cette plaque. La gaîne du nerf se confond avec le sarcolemme, de telle sorte que l'un est la continuation de l'autre; la myé-

[1] Rouget. *Note sur la terminaison des nerfs moteurs dans les muscles chez les reptiles, les oiseaux et les mammifères*. Comptes rendus de l'Académie des sciences. 28 septembre 1862. T. LV, p. 548.

line cesse brusquement; le cylindre-axe se poursuit et vient former à la surface de la substance contractile une lame ou plaque granuleuse qui, dit-il, présente la structure du cylindre-axe. Dans cette plaque et à sa surface se montrent des noyaux, qui sont les analogues de ceux de la gaîne du nerf.

Par conséquent, d'après Rouget, la plaque terminale serait une expansion du cylindre-axe. Comme il retrouva la même disposition chez les oiseaux et chez les mammifères, il en conclut que, chez les vertébrés en général, la fibre nerveuse se termine sur le faisceau musculaire par une plaque qui peut être considérée comme l'épanouissement terminal du cylindre-axe.

En 1863, Krause fit sur la terminaison des nerfs une communication préalable à la Société de Gœttingue. Dans la première partie de son mémoire[1], il ne paraît pas avoir connu le travail de Rouget. Ses recherches ont porté d'abord sur un seul muscle, le muscle rétracteur du globe de l'œil du chat. Ce muscle, dont il donne une description très-complète, est divisé en quatre faisceaux qui vont du trou optique jusqu'au globe oculaire; sur ces faisceaux minces et plats les terminaisons nerveuses sont aussi faciles à suivre que sur le muscle peaucier de la grenouille. Les observations de Krause l'ont amené à un résultat analogue à celui de Rouget, c'est-à-dire à admettre l'existence d'une plaque terminale; mais la priorité appartient incontestablement à ce dernier, dont le travail a paru un an auparavant. Du reste, il faut le reconnaître, la description de Krause ne correspond pas exactement à celle de Rouget, ainsi que cela ressortira de ce que je vais dire.

Reprenant l'ancienne idée de Wagner, Krause compare la

[1] Krause. *Ueber die Endigung der Muskelnerven.* Arch. f. rat. Medicin, 1863, t. XVIII, p. 136.

terminaison des nerfs dans les muscles à leur terminaison dans l'organe électrique de la torpille, et c'est ainsi qu'il justifie le nom de plaque terminale motrice (*motorische Endplatte*) qu'il donne, de même que Rouget, à cette terminaison ; mais, pour lui, la plaque motrice n'est pas située sous le sarcolemme ; elle en occupe la surface extérieure, et cette membrane la sépare de la substance contractile proprement dite. Sa constitution serait assez complexe. Au point qui correspond à l'arrivée du tube nerveux sur le faisceau primitif se trouve une sorte de capsule fibreuse munie de noyaux, qui peut être considérée comme une expansion de la gaîne du nerf. A l'intérieur de cette capsule, le cylindre-axe, ou, pour mieux dire, la fibre nerveuse sans moelle, se divise en donnant naissance à deux ou trois fibres pâles. Ces fibres pâles se trouvent logées dans une substance granuleuse qui remplit l'espace compris entre le sarcolemme et la capsule de la plaque. Krause les a observées très-distinctement, comme vous pouvez vous en convaincre par les dessins qu'il en donne et que je vous montre ici ; il les figure se terminant par des extrémités renflées en forme de boutons.

C'était là un premier progrès réalisé dans la connaissance de la structure de la plaque terminale; cependant les faits observés par Krause ne furent pas reconnus par les autres histologistes. La même année, Kühne[1] intervint pour soutenir l'opinion de Rouget contre celle de Krause. Néanmoins il rejeta l'expression de plaque terminale et adopta celle de colline ou éminence de Doyère. Il nia l'existence des fibres pâles distinguées par Krause et admit avec Rouget que les noyaux de la plaque sont simplement les analogues des noyaux de la gaîne nerveuse.

[1] Kühne. *Ueber die Endigung der Nerven in den Muskeln*. Arch. de Virchow, 1863, t. XXVII, p. 508.

J'arrive au mémoire de Rouget[1], publié dans le *Journal d'anatomie et de physiologie* de 1862. Ce mémoire est accompagné d'une note de la Rédaction, qui indique qu'il a été livré à l'impression au commencement de décembre 1863 ; quant au fascicule qui le contient, il a paru en 1864.

Dans ce mémoire, Rouget s'occupe du travail de Krause et s'appuie sur l'autorité de Kühne pour soutenir que les fibres pâles découvertes par Krause n'existent pas, et que cet observateur a été trompé par une illusion d'optique ; la plaque terminale n'est qu'un simple épanouissement du cylindre-axe.

Je vous ai souvent fait remarquer, à propos des nerfs aussi bien qu'à propos de l'organe électrique, que les faits dont on n'est pas averti d'avance échappent à l'observation. Mais ici Kühne et Rouget étaient parfaitement avertis des faits qu'ils avaient à observer ; les fibres pâles étaient décrites et figurées par Krause. Comment se fait-il qu'ils n'en aient rien vu?

Pour Rouget, la réponse est facile ; il travaillait avec des objectifs à petit angle d'ouverture, avec lesquels il était impossible de distinguer sans l'emploi de réactifs des parties élémentaires aussi délicates que les fibres de Krause. Mais je ne comprends pas comment Kühne ne les a pas reconnues. Il observait avec des lentilles à grand angle d'ouverture et parfaitement suffisantes pour distinguer les éléments dont il s'agit. Il est probable qu'il n'avait pas assez de confiance dans l'observation de Krause pour la contrôler avec toute la rigueur et toute l'impartialité nécessaires. Du reste, il suffit de lire son mémoire, où les personnalités abondent, pour remarquer que son esprit n'était pas libre de toute préoccupation.

[1] Rouget. *Mémoire sur la terminaison des nerfs moteurs.* Journal de la physiol., t. V, p. 574.

Pour décider Kühne à voir les choses telles qu'elles sont, il a fallu les résultats obtenus par Cohnheim à l'aide du nitrate d'argent. L'histoire des découvertes dues à l'application de cette méthode nous fait entrer dans la seconde partie de cet exposé. La première période, dont je vous ai entretenus jusqu'à présent, pourrait être appelée la période des acides, parce qu'elle correspond à l'époque où les recherches étaient faites surtout au moyen des acides : acétique, chlorhydrique, sulfurique, etc.

La première communication de Cohnheim sur la terminaison des nerfs dans les muscles date de 1863[1] ; son travail complet n'a paru qu'en 1865 dans les *Archives de Virchow*[2]; mais lorsque Kühne écrivait son troisième mémoire, en 1864, il connaissait les recherches de Cohnheim, puisqu'il parle même des préparations de cet histologiste, et qu'il dit les avoir examinées. Ce sont ces préparations qui l'ont conduit à admettre une disposition analogue à celle qui avait été observée antérieurement par Krause.

Analysons brièvement ce nouveau mémoire de Kühne[3]. L'auteur trouve d'abord dans le travail de Cohnheim une confirmation de ses anciennes idées sur la terminaison des nerfs dans les muscles de la grenouille ; nous y reviendrons plus loin. Puis il signale chez les reptiles une disposition intéressante qui correspond jusqu'à un certain point aux fibres pâles de Krause. En effet, dans le dessin qui accompagne son mémoire, Kühne représente la terminaison du cylindre-axe dans le faisceau musculaire sous la forme de ramifications arborisées, quelquefois anastomosées les unes

[1] Cohnheim, *Ueber die Endigung der Muskelnerven.* Centralblatt, 1863, p. 865.

[2] Cohnheim. *Ueber die Endigung der Muskelnerven.* Arch. de Virchow, t. XXXIV, p. 194.

[3] Kühne. *Ueber die Endigung der Nerven in den Nervenhügeln der Muskeln.* Arch. de Virchow, 1864, t. XXX, p. 187.

avec les autres, et en somme beaucoup plus complexes que celles que Krause avait admises.

Vous voyez que, pour la terminaison des nerfs dans les muscles comme pour la terminaison des nerfs dans l'organe électrique de la torpille, l'attention des observateurs a surtout été fixée par les résultats obtenus au moyen du nitrate d'argent. La disposition entrevue par Krause a été discutée et niée d'abord par Kühne et par Rouget. Mais, à partir du moment où Cohnheim eut démontré au moyen de l'argent l'existence de terminaisons ramifiées analogues à celles de Krause et encore plus complexes, tous les histologistes arrivèrent à les voir, même sans l'aide de ce réactif. C'est pour cela que, dans celui de ses mémoires dont nous nous occupons en ce moment, Kühne a donné, des terminaisons nerveuses dans les muscles observées sans le secours d'aucun réactif, des figures qui rappellent tout à fait celles de Cohnheim.

Dans le même mémoire de Kühne, nous trouvons la première description un peu complète de la structure de la plaque terminale. Cette description conduit l'auteur au schéma suivant : l'éminence nerveuse est logée dans une baie du sarcolemme; en arrivant dans cette baie, la fibre nerveuse abandonne sa gaîne, qui se confond avec celle du faisceau musculaire; la myéline cesse brusquement, tandis que le cylindre-axe forme une série de prolongements irréguliers et arborisés qui occupent la portion superficielle de l'éminence. Ainsi étalé et divisé, cet élément constitue la plaque terminale, c'est-à-dire que Kühne, reprenant cette expression qu'il rejetait une année auparavant, l'applique, non plus à l'éminence nerveuse tout entière, comme l'avaient fait Rouget et Krause, mais à sa portion cylindraxile seulement. Il est nécessaire de tenir compte du sens restreint que Kühne donne au nom de plaque terminale pour ne pas

mal interpréter les indications de certains auteurs. Ainsi, lorsque Kühne lui-même fait remarquer, dans un passage de son mémoire, que certains réactifs fragmentent la plaque, il ne faut pas entendre cela de la plaque tout entière telle que la comprenait Rouget, mais simplement des ramifications du cylindre-axe.

Outre cette partie que Kühne nomme la plaque, l'éminence contient des noyaux qui appartiennent à la gaîne nerveuse, et plus profondément des noyaux clairs, arrondis ou ovalaires, noyés dans une substance granuleuse. Cette substance, avec les noyaux qu'elle contient, constituerait, d'après Kühne, la *semelle* de la plaque. L'éminence nerveuse présenterait donc à considérer en premier lieu la plaque et en second lieu la semelle de la plaque, et celle-ci unirait entre elles la substance nerveuse et la musculaire. Le tout serait enveloppé du névrilème qui se continuerait avec le sarcolemme.

La description donnée par Kühne est parfaitement précise; nous verrons plus tard si elle est conforme à la nature. Il est fâcheux seulement qu'il ait détourné le nom de plaque de son acception primitive. Jusqu'alors on appelait ainsi l'ensemble de l'éminence nerveuse, tandis que pour lui ce n'en est plus qu'une partie.

TRENTE-SEPTIÈME LEÇON

(3 MAI 1877)

Terminaison des nerfs dans les muscles striés.

REVUE HISTORIQUE (suite). — Résumé de la première et de la seconde période. — Discussions sur la terminaison des nerfs dans les muscles de la grenouille.

Troisième période : période de l'or. — Premier mémoire de Gerlach. — Sa méthode. — Ses conclusions : les plaques terminales n'existent pas. Il y a un réseau nerveux intravaginal. Tout ce qui est isotrope dans la substance striée est de nature nerveuse. Le faisceau musculaire est la terminaison contractile de la cellule nerveuse. — Difficulté de reproduire les résultats de Gerlach.

Mémoires d'Ewald et de Fischer. — Leurs conclusions : le réseau de Gerlach n'existe pas. Les lignes granuleuses colorées par l'or sont des traînées de granulations graisseuses. — Second travail de Gerlach. Il admet un plexus nerveux intravaginal.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA TERMINAISON DES NERFS DANS LES MUSCLES. — *Distribution des nerfs dans le muscle peaucier thoracique de la grenouille.* — Description du muscle peaucier. — Manière de le dégager et de l'enlever. — Modes divers de préparation : à l'état vivant ; avec l'acide acétique à 1 pour 100 ; avec la potasse caustique à 10 pour 100. — Tous ces procédés sont inférieurs à l'emploi de l'acide osmique. — Mode d'application de ce réactif. Résultats : divisions des tubes nerveux. Ces divisions s'observent sur tout le trajet des tubes nerveux et même dans l'intérieur du tronc d'origine. — Différence de cette disposition avec celle observée dans l'organe électrique de la torpille. — Irrégularité de la distribution. — Terminaisons. — Cause de l'erreur qui a fait admettre la terminaison en anses.

MESSIEURS,

J'ai commencé, dans la dernière leçon, à exposer l'historique de la terminaison des nerfs dans les muscles

striés. Je vous rappellerai, en peu de mots, que la question a surtout été remise en discussion depuis 1862. Dans une première période, qui s'étend de 1862 à 1864, les histologistes ont fait des préparations par des procédés simples, la dissociation dans l'eau, dans le sérum ou dans des acides dilués; c'est ce que nous avons nommé la période des acides. Vous avez vu que Rouget d'abord, et Kühne ensuite, ont considéré la terminaison des nerfs dans les muscles des reptiles écailleux, des oiseaux et des mammifères, comme formée par une masse granuleuse, analogue à l'éminence de Doyère, et située au-dessous du sarcolemme; mais déjà à cette époque Krause avait reconnu que la terminaison du cylindre-axe n'est pas aussi simple, et que, après son entrée dans la plaque, il se divise en deux, trois ou quatre fibres qu'il désignait sous le nom de fibres pâles.

Nous avons vu ensuite que, dans une seconde période, période de l'argent, Kühne, après avoir examiné les préparations obtenues par Cohnheim à l'aide du nitrate d'argent, était arrivé à reconnaître, sans se servir de ce réactif, une disposition semblable à celle indiquée par Krause, mais plus compliquée. Dans la description complète qu'il donne de la terminaison des nerfs dans les muscles des lézards et des mammifères, il distingue une partie superficielle nerveuse, à laquelle il réserve le nom de plaque, et une partie profonde granuleuse parsemée de noyaux qu'il appelle la semelle de la plaque.

C'est là que nous en sommes restés. Dans le développement de cette question et pour ne pas en compliquer l'exposé, j'ai passé sous silence, avec intention, tout ce qui est relatif à la terminaison des nerfs dans les muscles de la grenouille. J'y reviens maintenant. Nous avons laissé (voy. p. 247)

Kühne et Kölliker discutant pour savoir si le buisson terminal est au-dessus ou au-dessous du sarcolemme. En comparant les figures que donnent ces deux auteurs, vous verrez qu'elles sont à peu près semblables, sauf qu'un certain nombre des branches qui, dans la figure de Kühne, sont au-dessous du sarcolemme, sont au contraire au-dessus de cette membrane dans la figure de Kölliker ; il en représente même qui vont se rendre à des faisceaux voisins.

Rouget et Krause soutinrent que chez les batraciens il existe des plaques terminales comme chez les mammifères. Dans son second mémoire[1], Krause donne des figures qui représentent les plaques terminales chez la grenouille ; mais ces figures sont faites de telle sorte qu'il est impossible de savoir à quel ordre de branches du buisson de Kühne elles correspondent et, d'après la description de l'auteur, il est même difficile de se rendre compte de ce qu'il a voulu représenter.

Quant à Rouget, si sa description n'est pas tout à fait précise, son dessin[2] est beaucoup plus net. Il est clair qu'il a observé la branche mère et les deux premières ramifications qui en naissent ; mais il n'a rien distingué au delà. Aussi paraît-il bien difficile qu'il ait vu des plaques motrices, et cependant il affirme qu'il en existe. Pour Rouget, comme pour Krause, ces plaques terminales sont sans noyau ou n'en contiennent qu'un seul.

La question en était là, lorsque Cohnheim réussit à dessiner par l'imprégnation d'argent les terminaisons nerveuses des muscles de la grenouille. Kühne trouva dans les préparations de Cohnheim une preuve du siége de son buisson terminal en dedans du sarcolemme, et il y renvoie simple-

[1] Krause. *Ueber die Endigung der Muskelnerven*. Arch. f. rat. Med., 1863, t. XX, p. 1.
[2] *Loc. citat.*, fig. 17.

ment ses contradicteurs. Je ne discuterai pas ici la valeur que l'on doit accorder aux préparations de Cohnheim pour décider si les terminaisons motrices sont au-dessus ou au-dessous du sarcolemme; je m'en occuperai lorsque je ferai la critique de la méthode de l'argent dans ses applications spéciales à la terminaison des nerfs dans les muscles.

Après avoir ainsi complété l'historique des deux premières périodes par l'exposé des discussions sur la terminaison des nerfs dans les muscles de la grenouille, abordons maintenant la troisième, que l'on pourrait appeler la période de l'or. Cette période est tout à fait actuelle, car le travail de Gerlach[1], qui l'a inaugurée, date de 1874.

Gerlach employait depuis plusieurs années la méthode de l'or pour l'étude du système nerveux central. Il ne suivait pas exactement le procédé de Cohnheim, qui consiste à plonger les tissus frais dans une solution de chlorure d'or à 1 pour 200, et à provoquer ensuite la réduction par un séjour convenablement prolongé dans l'eau légèrement acétifiée. Il se servait du chlorure double d'or et de potassium, dont il prenait des solutions beaucoup plus étendues, dans lesquelles il laissait séjourner les objets plus longtemps. En traitant par des solutions très-faibles, à 1 pour 10 000, des coupes du cerveau et de la moelle épinière faites après durcissement dans le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100, il crut reconnaître qu'il existe dans la substance grise des centres nerveux un réseau extrêmement fin, comblant les espaces compris entre les cellules nerveuses et formé par les prolongements protoplasmiques ramifiés et anastomosés de ces cellules. Les cellules nerveuses possèdent, en effet, comme vous savez, outre le prolongement particulier qui ne se divise pas et que l'on nomme prolon-

[1] Gerlach. *Das Verhältniss der Nerven zu den willkürlichen Muskeln der Wirbelthiere.* Sitzungsber. der phys. med. Societät zu Erlangen, 1873, p. 97.

gement de Deiters, plusieurs autres prolongements qui se ramifient et que l'on appelle prolongements protoplasmiques.

Ces observations relatives au système nerveux central devaient conduire Gerlach, lorsqu'il appliqua le chlorure d'or à l'étude des terminaisons des nerfs dans les muscles, à chercher dans l'intérieur du faisceau musculaire un réticulum analogue. Il travailla avec une persistance et une patience considérables jusqu'à ce qu'il eût obtenu les résultats qu'il attendait. Je n'entrerai pas ici dans le détail de ses recherches, je vous indiquerai seulement les conclusions auxquelles il est arrivé.

La première et la plus importante de ces conclusions, c'est que les plaques terminales motrices n'existent pas. Le tube nerveux, après s'être divisé plusieurs fois, arrive au sarcolemme, le traverse et continue à se diviser dans l'intérieur du faisceau musculaire pour y former un réseau plus ou moins serré, à mailles longitudinales. Sous l'influence de l'or, tout ce réseau est dessiné en violet foncé, tandis que la substance striée a pris une teinte violette plus ou moins intense.

Comment Gerlach a-t-il compris la disposition et la structure de ce réseau, qu'il désigne sous le nom de réseau nerveux intravaginal? C'est surtout pour répondre à cette question, et pour discuter ensuite la manière de voir de cet histologiste, qu'il nous a été nécessaire de reprendre l'étude de la structure du faisceau musculaire strié. Je vous rappellerai que, dans les fibrilles de l'aile de l'hydrophile traitées par l'hématoxyline, la striation est produite par l'alternance de parties colorées et de parties incolores. Si j'ajoute que, dans un faisceau musculaire examiné à la lumière polarisée, toutes les parties qui se colorent par l'hématoxyline sont biréfringentes, et que toutes celles qui ne se colorent pas sont monoréfringentes ou isotropes, vous aurez les élé-

ments nécessaires pour vous rendre compte de la manière de voir de Gerlach. Pour cet auteur, tout ce qui est biréfringent dans le faisceau primitif est de nature contractile, et tout ce qui est monoréfringent est de nature nerveuse; en d'autres termes, tout ce qui dans les préparations faites au moyen de l'hématoxyline est resté incolore appartiendrait aux terminaisons nerveuses.

D'après ce schéma, la substance nerveuse et la substance musculaire seraient intimement mélangées, et l'on pourrait considérer le faisceau strié comme un prolongement contractile de la cellule nerveuse. Cette conception paraît avoir été inspirée par la connaissance de la cellule neuro-musculaire de l'hydre d'eau douce. Vous vous rappelez (voy. t. I, p. 11) ce que je vous ai dit de ces cellules; par leur corps et leur noyau, elles remplissent les fonctions d'une cellule nerveuse, tandis que leurs prolongements constituent la couche contractile du mésoderme. Je vous ai fait remarquer encore que, cette différenciation rudimentaire s'accusant à mesure que l'on remonte dans la série animale, la cellule nerveuse et la cellule musculaire, complétement individualisées, finissent par se trouver, chez les animaux supérieurs, à une grande distance l'une de l'autre; elles sont séparées par toute la longueur du nerf.

D'après la manière de voir de Gerlach, la différenciation serait loin d'être aussi complète, puisque dans toute l'étendue du faisceau primitif se trouverait disposée régulièrement une substance semblable à celle du cylindre-axe. Comme le cylindre-axe est lui-même un prolongement de la cellule nerveuse, il suit de là que cette cellule s'étendrait en réalité jusque dans l'intérieur du faisceau primitif, qu'elle en formerait une grande partie, et que les éléments contractiles seraient simplement interposés dans la masse nerveuse.

Cette théorie séduisante a attiré l'attention des histologistes et des physiologistes ; mais aujourd'hui on ne se contente plus de simples théories; on demande qu'elles soient appuyées sur des observations certaines.

Or, Gerlach avoue lui-même qu'il n'arrive à observer son réseau nerveux qu'une fois sur sept ou une fois sur dix, malgré qu'il se soit exercé longtemps à manier le chlorure d'or. Il ajoute même que, pour avoir quelque chance de réussir, il faut remplir plusieurs conditions et être servi par un concours de circonstances favorables. Il faut que l'on tue la grenouille en lui frappant la tête sur un plan résistant; puis, il faut attendre, pour enlever les muscles, un certain temps, qui varie, suivant la saison et suivant la température, depuis deux ou trois heures jusqu'à deux jours; il faut que les muscles ne soient plus contractiles, mais qu'ils ne soient pas encore rigides, car il y a, pour le succès de la réaction, un moment favorable unique, immédiatement avant la rigidité cadavérique. A ce moment, de petits fragments de muscle sont enlevés et placés dans la solution de chlorure double d'or et de potassium pendant un certain temps, puis transportés dans l'eau distillée. D'après la couleur qu'ils y prennent, on peut reconnaître à l'œil nu si l'on doit attendre quelque chose de bon de la préparation que l'on en fera; dans les cas heureux, le muscle est violacé par places, tandis que dans les autres points il est incolore. Les préparations, faites par une dissociation ménagée, sont conservées dans un mélange de glycérine et de gomme arabique. Enfin, lorsque toutes les conditions du succès se sont trouvées réunies, on arrive à distinguer un réseau dans l'intérieur du faisceau musculaire. Mais, d'après les dessins mêmes de l'auteur, ce réseau ne présente rien de bien caractéristique.

Malgré ces difficultés, comme la question offrait un grand

intérêt, et que, d'autre part, Gerlach est un observateur consciencieux qui s'est acquis en histologie une réputation considérable, plusieurs observateurs ont cherché à obtenir des résultats analogues à ceux qu'il avait annoncés.

Ils ont perdu bien des heures en de vaines recherches. Je ne prétends pas qu'il faille pour cela renoncer à l'emploi de l'or; ce réactif peut être très-utile, mais à la condition que l'on en contrôle les résultats à l'aide d'autres méthodes, comme nous l'avons fait dans l'analyse des lames de l'organe électrique. Alors seulement, en comparant tous ces résultats, nous pourrons en tirer une conclusion, et encore ne sera-t-elle peut-être pas définitive.

L'année dernière, en 1876, il a paru trois nouveaux mémoires sur la question qui nous occupe : l'un d'Ewald, un autre de Fischer, et enfin un second mémoire de Gerlach.

Le travail d'Ewald[1] a été entrepris surtout dans le but de vérifier les recherches de Gerlach. Cet auteur a employé le nitrate d'argent et le chlorure d'or. Au moyen de ces deux réactifs, dont il a cherché à régulariser l'application, il a obtenu des images, négatives avec le premier et positives avec le second. Il a donc pu, comme nous l'avons fait pour les terminaisons des nerfs dans les lames électriques de la torpille, comparer les résultats de ces deux genres de préparation. Mais, en faisant la critique du réseau de Gerlach, il est revenu aux idées anciennes, et il admet que les nerfs se terminent dans les muscles par des plaques ou, s'il s'agit de la grenouille, par des buissons terminaux. Quant au réseau intravaginal, Ewald déclare qu'il n'existe pas, et que Gerlach a pris pour des fibres nerveuses terminales les séries de granulations graisseuses qui existent

[1] Ewald. *Ueber die Endigung der motorischen Nerven in den quergestreiften Muskeln*. Pflüger's Archiv, vol. XII, 1876, p. 13.

dans l'intérieur d'un certain nombre de faisceaux primitifs de la grenouille.

Fischer[1] a cherché à appliquer à l'étude des terminaisons une méthode imaginée par Löwit. Je vous indiquerai plus tard tous les détails de cette méthode; aujourd'hui, je me contenterai de vous signaler les conclusions auxquelles Fischer est arrivé et qui sont absolument les mêmes que celles d'Ewald. Le réseau intravaginal n'existe pas : les parties colorées en violet par l'or ne sont autre chose que des traînées de granulations graisseuses.

Dans son second mémoire, Gerlach[2] fait une retraite honorable. Il soutient bien encore qu'il y a continuité entre l'élément nerveux et l'élément musculaire, mais il reconnaît que le réseau intravaginal n'existe pas tel qu'il l'avait décrit et figuré.

Modifiant un peu sa méthode, il est arrivé à séparer du faisceau musculaire des tranches qui représentent chacune un certain nombre de disques superposés. Lorsque l'une de ces tranches se présente obliquement dans la préparation, il est possible d'y observer le faisceau à la fois suivant son épaisseur et suivant sa longueur. Or, sur la vue longitudinale, on y remarque un certain nombre de lignes violettes parallèles à son axe, et, quand on les suit jusqu'à leur terminaison sur la coupe transversale, on reconnaît qu'elles aboutissent aux points d'entre-croisement d'un réseau dessiné en violet dans l'épaisseur du faisceau.

Si vous jetez un coup d'œil sur la figure du mémoire de Gerlach, que je vous présente ici, vous reconnaîtrez que ce réseau limite exactement les champs de Cohnheim,

[1] Fischer. *Ueber die Endigungen der Nerven im quergestreiften Muskel der Wirbelthiere*. Arch. f. microsc. Anat., t. XIII, 1876, p. 365.

[2] J. Gerlach. *Ueber das Verhältniss der nervoesen und contractilen Substanz des quergestreiften Muskels*. Arch. f. micr. Anat., t. XIII, 1876, p. 399.

tandis que les lignes observées sur la longueur du faisceau musculaire séparent les uns des autres les cylindres primitifs de Leydig.

Rappelez-vous ce que je vous ai dit il y a quelques jours sur la structure du faisceau primitif (voy. p. 219) et vous serez convaincus que les parties colorées ici par l'or ne sont autre chose que les manchons de protoplasma dans lesquels sont contenus les cylindres primitifs et les fibrilles de la substance striée. Gerlach, qui, dans sa description, attribue également à ces parties violettes la forme de manchons, les considère comme formant un plexus nerveux intravaginal.

Ce n'est pas sans raison que, dans ce second mémoire, il a remplacé le nom de réseau par celui de plexus; un plexus en effet peut présenter les formes les plus variées et n'en demeurer pas moins un plexus. Rien ne prouve que ce plexus soit de nature nerveuse; la coloration violette que l'or y produit ne suffit pas à l'établir, puisque sous l'influence du même réactif cette coloration se manifeste sur beaucoup d'éléments qui ne sont pas de nature nerveuse; d'autre part, la connexion entre ce plexus et une fibre nerveuse arrivant au faisceau primitif n'est pas établie d'une façon certaine.

Je ne poursuis pas plus loin cette critique des travaux de Gerlach. Je la compléterai plus tard au moyen de l'observation des faits; c'est la méthode que j'ai toujours suivie et qu'il convient d'appliquer encore.

Avant de nous occuper des terminaisons proprement dites, c'est-à-dire de l'abouchement du tube nerveux avec le faisceau primitif auquel il est destiné, nous devons remonter un peu plus haut et examiner une première question, qui

est, pour ainsi dire, comparativement à l'autre, du domaine de l'anatomie macroscopique : la distribution des tubes nerveux dans un muscle. Nous choisirons à cet effet le muscle peaucier thoracique de la grenouille. Si je me limite à cet objet d'étude, je ne veux pas dire qu'il faille toujours procéder ainsi; je crois, au contraire, que l'on peut et que l'on doit en général porter ses recherches sur un grand nombre d'objets, afin d'avoir une vue d'ensemble fondée sur une plus grande quantité de faits. Mais, dans la critique expérimentale que nous entreprenons ici, il est meilleur de se restreindre. Or, comme Reichert, qui a le premier étudié cette distribution, a fait ses recherches sur le muscle peaucier thoracique, et que ce muscle est en effet excellent pour l'examen de la distribution des nerfs, nous nous y tiendrons.

Il est vrai que, antérieurement à Reichert, Jean Müller et Brücke ont choisi pour leurs études sur le même sujet les muscles de l'œil du brochet, qui sont assez favorables pour l'observation; mais nous préférons le muscle de la grenouille, parce que cet animal est très-commun, qu'il est très-facile de se le procurer, et que chacun de vous pourra sans peine vérifier les résultats dont je vais vous parler maintenant.

Le muscle peaucier thoracique de la grenouille s'insère sur le sternum; de là il se dirige obliquement d'arrière en avant et de bas en haut pour aller s'insérer à la peau. Sur de petites grenouilles, il est si transparent et si mince qu'on le reconnaît à peine et qu'on est tenté de le prendre pour un feuillet de tissu conjonctif. Le muscle peaucier gauche est réuni à celui du côté droit par une mince membrane, de sorte que leur ensemble forme une cloison qui sépare la cavité connective sous-hyoïdienne du sac lymphatique abdominal antérieur. Cette séparation, je vous le dis ici par

avance, est incomplète, c'est-à-dire qu'entre les faisceaux musculaires il existe une série de fentes cloisonnées à travers lesquelles peut se faire le passage de la lymphe.

Pour dégager le muscle peaucier et en faire ensuite l'extension, voici comment il faut procéder. La grenouille étant immobilisée au moyen du curare ou du chloroforme, elle est étendue sur une lame de liége, où elle est fixée par des épingles implantées dans les extrémités des bras, des jambes et du maxillaire, de manière à être maintenue fortement en extension; les bras doivent être étendus en croix perpendiculairement à l'axe du corps. Cela fait, on pratique à la peau une incision longitudinale depuis la symphyse pubienne jusqu'à l'os maxillaire; à la partie moyenne de l'abdomen, on fait partir de cette première incision une seconde incision transversale, et, par une troisième incision longitudinale partant de l'extrémité de la seconde et allant jusqu'au creux de l'aisselle, on détache un lambeau de peau en volet. Si l'on saisit avec une pince l'extrémité de ce lambeau et qu'on le relève, on remarque un point d'arrêt; c'est à ce niveau que se fait l'insertion supérieure ou cutanée du muscle peaucier thoracique. En tirant un peu sur la peau en même temps qu'on la soulève, on fait apparaître la lame musculaire dans son entier. Puis, avec de petits ciseaux courbes sur le plat, on pratique sur un de ses bords une incision par laquelle il pénètre de l'air entre elle et la couche sous-jacente, ce qui permet de mieux apprécier l'étendue et la limite inférieure du muscle. Il est dès lors facile de le dégager de toutes ses insertions, ce qu'il faut faire avec soin, surtout pour son bord externe, parce que c'est au niveau de ce dernier que pénètre le rameau nerveux qui s'y distribue.

Ainsi détaché, le muscle est étalé sur une lame de verre, sur laquelle il faut avoir soin de l'appliquer par sa face an-

térieure, car c'est sur sa face postérieure que se ramifie le nerf. Il y est maintenu à l'abri de la dessiccation au moyen de l'haleine, jusqu'à ce qu'on l'ait recouvert d'une lamelle ou immergé dans un réactif, suivant la préparation que l'on se propose d'en faire.

Le procédé le plus simple consiste à examiner les tissus à l'état vivant sans addition d'aucun réactif. A cet effet, lorsque le muscle est disposé sur la lame et recouvert de la lamelle, cette dernière est simplement bordée à la paraffine, pour éviter la dessiccation.

Dans un second mode de préparation, le muscle, avant d'être examiné, est traité par une solution d'acide acétique à 1 pour 100. Je ne vous recommande pas cette méthode, qui est bien inférieure à la précédente.

Une troisième méthode, qui lui est préférable, consiste dans l'emploi de la potasse à 10 pour 100. Ce réactif, rendant le muscle très-transparent, permet une bonne observation de la distribution du nerf. Cependant les réparations faites à l'aide de cette méthode sont loin d'être aussi nettes que celles que l'on obtient par le procédé suivant que je vais appliquer devant vous.

Je commence par insensibiliser la grenouille en l'immergeant dans l'eau chloroformée; puis je l'étends sur une lame de liége, les bras en croix. Je lui injecte alors sous la peau de la région thoracique, au moyen de la seringue hypodermique, un demi-centimètre cube environ d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100. Comme j'ai introduit très-peu de la solution et par conséquent très-peu d'eau, j'évite l'action nocive de ce dernier liquide. Au lieu de pratiquer l'injection sous la peau, j'aurais pu aussi faire pénétrer la canule de la seringue sous le grand pectoral, de manière à atteindre le muscle peaucier par sa face postérieure. Il m'est maintenant très-facile de déta-

cher ce muscle. Il n'est que légèrement teinté, mais il est devenu rigide; je le mets dans l'eau, il y flotte comme un voile.

Les meilleures préparations sont celles que l'on obtient en plaçant directement le muscle ainsi fixé entre la lame et la lamelle sans addition d'aucun liquide, de telle façon que les éléments sont simplement plongés dans le mélange d'acide osmique et de plasma. Dans ces conditions, les faisceaux musculaires sont parfaitement nets et montrent leur double striation très-régulière; sur leur fond légèrement jaunâtre, les nerfs, d'une teinte grise plus ou moins foncée, sont bien distincts.

A l'aide d'un faible grossissement, on reconnaît que dans le muscle peaucier il n'entre qu'un seul nerf : c'est celui que Reichert signale et qu'il dit être composé de huit à dix tubes nerveux; je crois pourtant qu'il en contient d'habitude un nombre un peu plus considérable. Du reste, le nombre exact des tubes qui constituent le nerf à son entrée dans le muscle et celui des ramifications terminales nous importent peu au point de vue ou nous nous plaçons en ce moment; il nous suffit de savoir qu'il y a seulement quelques tubes dans le nerf d'origine, tandis que les dernières ramifications nerveuses sont très-abondantes. Vous serez frappés de ce fait dès le premier coup d'œil jeté sur la préparation.

Si nous étudions de plus près la manière dont s'opère la multiplication des tubes nerveux, nous constaterons qu'elle se fait par division. Ces divisions commencent dans le tronc nerveux lui-même, où, grâce à la netteté que l'acide osmique donne aux tubes à myéline, il nous est facile de les constater; elles se font toujours au niveau des étranglements annulaires. Plus loin, et surtout lorsqu'ils sont isolés, les tubes nerveux présentent des divisions encore

plus fréquentes (voy. Pl. VI, fig. 7). Tantôt un tube nerveux se divise en deux tubes égaux ou à peu près égaux (*a*, Pl. VI, fig. 7); tantôt il donne naissance, au niveau d'un étranglement, à un tube beaucoup plus grêle, tout en conservant à peu près le même diamètre; tantôt enfin il émet à la fois, toujours au niveau d'un étranglement, trois et même quatre nouveaux tubes.

Cette division successive, qui se poursuit dans toute l'étendue du nerf jusqu'à ses dernières ramifications, prend un intérêt particulier si on la compare à celle des tubes nerveux dans les nerfs de l'organe électrique de la torpille. Vous vous souvenez, en effet, que, dans tout leur trajet, les nerfs de cet organe ne présentent aucune division avant leur ramification subite en douze à vingt branches pour constituer les bouquets de Wagner.

J'attirerai également votre attention sur la grande irrégularité de la répartition des tubes nerveux dans les muscles. C'est ainsi que parfois un tube nerveux parcourt, après sa dernière division, un très-long trajet pour se rendre au faisceau primitif dans lequel il se termine, tandis que d'autres fois ce trajet est très-court. Il y a loin de cette disposition complexe et variable, dont on se rendra bien compte en regardant la fig. 7 de la Pl. VI, à la régularité admirable de la distribution nerveuse dans les lames électriques.

Sur les préparations du muscle peaucier de la grenouille faites au moyen de l'acide osmique, on reconnaît avec la plus grande facilité les points où s'arrête la gaîne médullaire des tubes nerveux; au delà, on ne distingue rien, et dès lors on pourrait être conduit à croire que l'on observe une véritable terminaison nerveuse. Cependant il n'en est pas ainsi, comme vous en jugerez par la suite.

Lorsque vous examinerez la préparation que je mets maintenant sous vos yeux, vous vous demanderez com-

ment les anciens histologistes ont pu croire à des terminaisons en anses, alors cependant que les terminaisons libres sont si nettement indiquées. Leur erreur tient d'une part à ce qu'ils n'avaient pas de bons objectifs et qu'ils n'employaient pas de bonnes méthodes, et de l'autre, à ce que dans leur trajet les faisceaux nerveux, ainsi que vous pourrez le reconnaître, constituent des plexus et s'envoient l'un à l'autre des branches anastomotiques. Ces plexus et les anses de réunion que forment leurs anastomoses se voient du premier coup d'œil sur des préparations faites avec n'importe quelle méthode. C'est pour cela que les histologistes, frappés tout d'abord de cette disposition, ont été portés à admettre la terminaison en anses.

TRENTE-HUITIÈME LEÇON

(8 MAI 1877)

Terminaison des nerfs dans les muscles striés.

Distribution des nerfs dans le muscle peaucier thoracique de la grenouille (suite). — Description du tronc nerveux arrivant au muscle. — Gaîne lamelleuse qui l'entoure et qui se divise pour fournir des gaînes à ses ramifications. — Gaîne de Henle accompagnant chaque tube nerveux isolé. — Gaîne de Schwann étroitement appliquée sur la myéline et reconnaissable seulement aux étranglements annulaires. — Distinction du noyau du segment et des noyaux de la gaîne de Henle. — Rapport de la longueur des segments avec le diamètre des tubes.

Nécessité de toutes ces notions pour comprendre la terminaison proprement dite des tubes nerveux dans les faisceaux primitifs. — Confusion faite par les auteurs entre la gaîne de Henle et la gaîne de Schwann. — Choix des objets d'étude.

Étude de la terminaison nerveuse dans les muscles de l'hydrophile. — Observation à l'état vivant. — Manière d'opérer : Dissociation dans le plasma de l'animal. — Résultat : La gaîne nerveuse (unique chez l'insecte) se continue avec le sarcolemme. — Le cylindre-axe se divise en fibrilles qui embrassent en entonnoir une éminence de substance granuleuse. — Noyaux à la base de cette éminence. — Préparations persistantes au moyen de l'alcool absolu et du picrocarminate : Nombre variable des noyaux. — Situation de la terminaison sous le sarcolemme.

Étude de la terminaison nerveuse dans les muscles du lézard. — Analogie de cette terminaison avec celle des vertébrés supérieurs. — Avantages du choix de cet animal : Ses muscles restent longtemps vivants à la température ordinaire. — Raison pour laquelle il faut préférer les muscles de la cuisse.

Étude au moyen de l'acide chlorhydrique à 1 pour 1000. — Action de ce réactif : Il coagule la myosine, puis la transforme en syntonine. — Résultats : La gaîne de Henle se continue avec le sarcolemme. — Impossibilité de rien distinguer de net dans la plaque motrice.

Étude au moyen du nitrate d'argent. — Description exacte du procédé. — Explication des images négatives qu'il donne et appréciation de leur valeur.

MESSIEURS,

En étudiant dans la dernière leçon la distribution des nerfs dans le muscle peaucier de la grenouille, je vous ai

montré que les tubes nerveux semblent se terminer par des extrémités libres, légèrement renflées ou un peu effilées, à la surface des faisceaux primitifs. Avant de poursuivre au moyen d'autres méthodes l'examen des terminaisons proprement dites des nerfs du muscle peaucier, je dois vous donner quelques indications sur la structure de ces tubes. Je reviendrai d'abord sur des notions que vous possédez déjà et j'en ajouterai de nouvelles; elles vous sont toutes indispensables pour comprendre les faits que vous observerez.

Si vous examinez le nerf qui se distribue au muscle peaucier, au niveau du point où il a été sectionné, vous reconnaîtrez facilement, surtout sur une préparation colorée au carmin, qu'il est enveloppé d'une gaîne lamelleuse à plusieurs couches. En le suivant ensuite dans son trajet, vous constaterez que, partout où il se divise, la gaîne lamelleuse se divise également pour donner une gaîne semblable ou plus mince à chacun des rameaux secondaires. Enfin, lorsque vous serez arrivés au point où les tubes nerveux sont isolés, vous verrez ces tubes enveloppés d'une expansion de la gaîne lamelleuse réduite à sa forme la plus simple, à ce que j'ai appelé la gaîne de Henle.

Cette gaîne apparaît comme un tube membraneux anhiste, présentant des noyaux sur sa face profonde.

Lorsqu'un tube nerveux isolé, muni de sa gaîne de Henle, se divise en deux, cette gaîne se divise également pour accompagner les deux nouveaux tubes; c'est-à-dire qu'elle se comporte sur les tubes nerveux isolés comme la gaîne lamelleuse se comporte sur le nerf.

Quant à la gaîne de Schwann, elle est d'une si grande minceur et si exactement moulée sur la gaîne de myéline qu'il est impossible de la distinguer. Cependant on peut être assuré qu'elle existe, car partout où un tube nerveux

se montre divisé en segments interannulaires, il est nécessairement enveloppé de la membrane de Schwann. Par conséquent, autour des tubes isolés que vous voyez contenus dans une gaîne bien distincte, la gaîne de Henle, il existe encore une gaîne de Schwann, appliquée exactement sur eux.

La division d'un tube nerveux se fait toujours au niveau d'un étranglement annulaire; c'est une loi sur laquelle j'ai eu l'occasion d'insister à plusieurs reprises dans le cours de ces leçons (voy. p. 122) et à laquelle je n'ai pas rencontré d'exception.

Les noyaux des segments interannulaires sont faciles à distinguer de ceux de la gaîne de Henle lorsque celle-ci est distante du tube nerveux qu'elle entoure; aussi faut-il choisir des tubes où cette disposition se présente, lorsque l'on veut faire l'examen comparatif de ces deux espèces de noyaux. Les noyaux des segments interannulaires ne sont pas toujours situés exactement au milieu de ces segments; ils sont plus près tantôt de l'une, tantôt de l'autre de leurs extrémités. Je vous ai signalé une disposition analogue dans les nerfs de l'organe électrique de la torpille, au voisinage de leur terminaison (voy. p. 121).

Une dernière considération relative à la structure des tubes nerveux qui se rendent aux faisceaux musculaires a trait au rapport de leur diamètre avec la longueur des segments qui les composent. Ce rapport peut être reconnu surtout dans les points où d'un seul tube nerveux il en naît à la fois un certain nombre, trois par exemple, comme dans la figure 7, Pl. VI; lorsque ces nouveaux tubes ont des diamètres inégaux, comme il arrive souvent, on constate que c'est celui qui a le diamètre le plus grand qui présente les segments les plus longs, tandis que le plus mince a les segments les plus courts. Si l'on suit un tube ner-

veux vers la périphérie, on reconnaît que ses segments sont de plus en plus courts à mesure qu'il se divise et que son diamètre diminue.

Toutes les notions que je viens de vous rappeler sont indispensables pour comprendre comment se comportent les nerfs musculaires à leur terminaison. Les différents auteurs dont je vous ai parlé dans l'historique de cette question ne connaissaient pas les étranglements annulaires et les segments interannulaires. N'ayant ainsi aucun moyen de distinguer la gaîne de Schwann de la gaîne de Henle, ils ne pouvaient pas déterminer ce qui appartient à l'une et à l'autre. Ils ne se rendaient même pas compte de l'existence de ces deux gaînes, qu'ils confondaient sous le nom commun de gaîne nerveuse ou de névrilème, par exemple lorsqu'ils disaient que le sarcolemme se continue avec la gaîne du nerf; cette indication ne saurait vous suffire, puisque vous connaissez maintenant deux gaînes du nerf parfaitement distinctes l'une de l'autre.

Nous devrons faire intervenir ces notions nouvelles dans l'étude que nous allons faire de la terminaison des nerfs dans les muscles. A leur aide, nous pourrons peut-être découvrir certains faits qui ont échappé à nos devanciers, et mieux comprendre ceux qu'ils ont observés seulement d'une manière incomplète.

Abordons maintenant l'analyse des terminaisons motrices proprement dites. Nous pourrions continuer à prendre pour objet d'étude le muscle dans lequel nous venons d'examiner la distribution des nerfs, le peaucier thoracique de la grenouille; mais il nous présenterait certaines difficultés qu'il est préférable de ne pas aborder de front, et que nous tournerons en commençant par observer la ter-

minaison des nerfs dans les muscles d'autres animaux.

Je me propose, dans les recherches que nous allons entreprendre, de suivre une marche historique, c'est-à-dire d'étudier en premier lieu les muscles que les histologistes ont choisis d'abord pour leurs observations, et d'employer les méthodes qu'ils ont indiquées; puis d'examiner la valeur des différents réactifs et des différents procédés dans l'ordre même où ils ont été successivement appliqués à l'analyse des terminaisons motrices. Je n'en mettrai pas moins en pratique la méthode expérimentale, que j'ai suivie jusqu'ici. Je soumettrai à votre examen des préparations faites sur des muscles bien déterminés au moyen de méthodes bien définies, et, lorsque nous en aurons étudié ensemble un certain nombre, nous chercherons à nous rendre compte de ce que les terminaisons motrices présentent de commun et de différent chez les diverses espèces d'animaux, et à en tirer quelques conclusions plus générales.

Les premiers faits relatifs à l'union des nerfs et des muscles ont été observés chez les articulés. Je choisirai également comme premier objet d'étude les muscles d'un insecte, ceux de l'hydrophile. Ce n'est pas que les terminaisons des nerfs dans les muscles se montrent plus nettement chez cet insecte que chez les autres; mais, comme on peut se le procurer en toute saison et que l'on en conserve habituellement dans les laboratoires, c'est celui qu'il convient de préférer.

Il ne peut être question chez cet animal de la terminaison d'une fibre nerveuse à myéline dans un faisceau strié, attendu que les insectes ne possèdent pas de fibres nerveuses à myéline. Leurs nerfs sont constitués par une ou plusieurs fibres qui sont elles-mêmes composées d'un certain nombre de cylindres-axes groupés en faisceau et enveloppés d'une gaîne commune.

Pour nous rendre compte de la manière dont ces nerfs

se terminent, nous allons faire une première expérience. Je prends dans ce baquet un hydrophile, et, après l'avoir soigneusement essuyé, je lui arrache une des pattes postérieures. Vous voyez s'écouler de la plaie une certaine quantité du liquide cavitaire de l'animal, surtout au moment où je le presse entre le pouce et l'index appliqués sur ses faces ventrale et dorsale; je recueille ce liquide sur une lame de verre. Puis, ouvrant la carapace du premier article de la patte, j'enlève des faisceaux musculaires, je les place dans le liquide recueilli et je les dissocie avec les aiguilles. Je recouvre d'une lamelle, et la préparation est prête pour l'examen. Elle contient un grand nombre de faisceaux primitifs vivants, présentant des ondulations variées. Au bout de peu de temps, ces mouvements s'arrêteront dans la plupart d'entre eux, et vous distinguerez alors parfaitement, sur ceux qui seront tendus, la double striation transversale.

En observant avec soin le bord de ces fibres musculaires, vous y verrez arriver des trachées et des nerfs. Vous reconnaîtrez sans peine les premières à leurs fibres spirales et à l'air qu'elles contiennent et qui les fait paraître noires. Quant aux nerfs, ils sont caractérisés nettement, à un fort grossissement, par leur gaîne enveloppante. Cette gaîne est unique chez les insectes; il n'y a donc pas lieu de discuter si c'est la gaîne de Schwann ou la gaîne de Henle. Dans son milieu se distingue le cylindre-axe, qui apparaît manifestement strié en long quand l'examen est fait avec un bon objectif sec donnant un grossissement de 500 diamètres. Ce cylindre-axe aboutit à une éminence, qui n'est autre que l'éminence découverte par Doyère chez les tardigrades.

Ce fait étant reconnu, nous devons nous demander comment se comportent la gaîne du nerf et le cylindre-axe au

niveau de cette éminence. Le cylindre-axe s'épanouit-il simplement dans l'éminence, comme le pense Rouget, ou se continue-t-il en deux ou trois fibres pâles, comme l'a dit Krause, ou enfin présente-t-il un arrangement plus compliqué, analogue à celui qui a été décrit par Kühne et par Cohnheim ?

Ces questions peuvent déjà être résolues en grande partie par l'étude des faisceaux musculaires des pattes de l'hydrophile à l'état vivant. Les nerfs qui se distribuent dans ces faisceaux sont extrêmement nombreux, et chacun d'eux reçoit plusieurs fibres nerveuses qui s'unissent à lui sur différents points de sa surface et dans différents plans. Pour faire une observation convenable, il faudra choisir une fibre nerveuse qui arrive exactement au bord du faisceau musculaire, ou, pour parler plus exactement, au niveau de sa coupe optique. Il est indispensable également que ce faisceau soit à l'état d'extension. En effet, s'il est rétracté, l'éminence, qui adhère à une portion de sa surface, se trouve par le fait ramassée sur elle-même, et il est impossible d'en distinguer nettement la disposition. Si, au contraire, le faisceau sur lequel elle est appliquée est assez tendu pour que sa double striation soit très-apparente, l'éminence est étalée en surface, et elle se montre avec tous ses détails, comme dans la préparation qui est placée sous vos yeux.

Lorsqu'elle arrive sur l'éminence terminale, la fibre nerveuse s'élargit ; sa gaîne se confond avec le sarcolemme, tandis que le cylindre-axe se décompose en ses fibrilles constitutives. Celles-ci s'écartent les unes des autres et se répandent à la surface d'un cône de matière granuleuse, parfois muni d'un noyau et qui se confond avec une couche protoplasmique extrêmement mince étendue sur toute la surface du faisceau musculaire. Vous

pourrez suivre les fibrilles cylindraxiles jusqu'à la base de ce cône, mais il n'est pas possible de les distinguer au delà. La masse granuleuse de l'éminence ne saurait donc être considérée comme un épanouissement du cylindre-axe.

A la base de l'éminence, il existe le plus souvent, comme Kühne et Margo l'ont indiqué, des noyaux en assez grande abondance; mais leur nombre n'est pas constant, et vous verrez même, sur une des préparations que je soumets à votre examen, une terminaison nerveuse au niveau de laquelle il n'en existe aucun.

La méthode que j'ai employée pour faire cette préparation permet d'apprécier le siége et le nombre des noyaux. Après avoir arraché à l'animal une de ses pattes, on introduit dans l'extrémité détachée de cette patte la canule d'une seringue hypodermique, au moyen de laquelle on y injecte de l'alcool absolu. Les faisceaux musculaires se trouvent ainsi fixés instantanément dans leur forme, et il est facile ensuite, en coupant la carapace en plusieurs points, de les séparer au moyen des aiguilles. On doit pratiquer sous l'eau cette dernière partie de l'opération ; ce liquide n'exerce plus aucune action nocive sur les éléments délicats lorsqu'ils ont été fixés par l'alcool. Une fois isolées, les fibres musculaires sont colorées au moyen du picrocarminate, lavées à l'eau pour enlever l'excès de la matière colorante et montées dans la glycérine additionnée de 1 pour 100 d'acide formique. Dans ce liquide conservateur, les préparations s'améliorent avec le temps. D'autre part, il arrive souvent que, sous l'influence de l'acide, le sarcolemme est soulevé et détaché de la surface sous-jacente, ce qui permet de reconnaître que l'éminence de Doyère est bien réellement au-dessous de cette membrane et attachée directement à la substance striée.

En résumé, ces premières observations faites sur les muscles de l'hydrophile nous ont permis de nous assurer de deux faits : l'éminence motrice est sous le sarcolemme ; la substance granuleuse dont elle est constituée n'est pas un épanouissement du cylindre-axe.

Pour aller plus loin, il faut s'adresser à d'autres objets d'étude. Passons aux vertébrés, et parmi eux choisissons le lézard. Rouget a fait ses observations sur le lézard gris (*L. muralis*) ; Kühne a préféré le lézard vert (*L. viridis*). La différence entre les deux espèces, au point de vue de la terminaison des nerfs dans les muscles striés, n'est pas considérable. J'ajouterai même que la terminaison motrice chez le lézard diffère très-peu de celle des vertébrés supérieurs ; aussi la description que je vais en faire s'appliquera-t-elle aux mammifères dans presque tous ses détails.

Les reptiles écailleux conviennent bien pour ces recherches. Comme ce sont des animaux à sang froid, leurs muscles et leurs nerfs restent à l'état vivant assez longtemps après avoir été enlevés, et peuvent être examinés dans cet état sans qu'il soit besoin de recourir à l'emploi de la platine chauffante. De plus, certains muscles des lézards présentent une disposition particulière, grâce à laquelle il est possible d'isoler aisément des faisceaux primitifs munis de leurs terminaisons nerveuses.

Les muscles que je vous conseille de choisir ne sont pas les muscles intercostaux ou ceux de la queue, que recommande Rouget. Ces muscles ont, il est vrai, comme cet auteur le dit, l'avantage d'être très-courts et par conséquent de ne pas exiger de nombreuses recherches pour trouver les terminaisons nerveuses ; mais ils ne convien-

nent pas lorsqu'on se propose d'isoler complétement leurs faisceaux primitifs, parce que ces derniers sont maintenus ensemble par un trop grand nombre de rameaux nerveux. Dans les muscles de la cuisse, au contraire, les tubes nerveux parcourent souvent un assez long trajet depuis le tronc nerveux dont ils proviennent jusqu'au faisceau primitif auquel ils sont destinés; il suit de là que, dans un petit fragment de muscle enlevé avec les ciseaux, il se trouvera fréquemment des faisceaux musculaires dont les fibres afférentes, isolées de toutes leurs connexions, ne seront ni rompues ni tiraillées lors de la dissociation.

Dans l'exposé des diverses méthodes au moyen desquelles on peut étudier la terminaison nerveuse, je suivrai, comme je vous l'ai dit, l'ordre historique. Néanmoins, je réserverai l'étude des faisceaux musculaires examinés à l'état vivant sans aucun réactif, parce qu'il est presque impossible de se retrouver dans l'image qu'y présentent les terminaisons nerveuses à moins d'avoir une connaissance préalable de ces dernières.

Nous procédérons ici comme nous l'avons fait déjà pour l'analyse de la terminaison des nerfs dans l'organe électrique de la torpille. Quand nous aurons acquis, au moyen de méthodes diverses, des notions aussi exactes que possible sur la constitution des différentes parties de l'éminence terminale, nous les vérifierons en faisant l'examen des fibres musculaires dans leur propre plasma.

Commençons donc par étudier les terminaisons motrices sur des préparations obtenues au moyen des acides faibles. Celui qui a été le plus souvent employé, depuis que Margo l'a recommandé pour cet usage, est l'acide chlorhydrique à 1 pour 1000. Comme vous le savez, l'acide chlorhydrique décompose la myosine et la transforme en syntonine. Si l'on

met, comme je l'ai fait ici, de petits fragments de muscles de lézard dans quelques centimètres cubes de la solution d'acide chlorhydrique, on constate qu'ils deviennent d'abord opaques; cet effet est dû à la coagulation de la myosine. Mais ensuite ils deviennent transparents, parce que le réactif, continuant à agir, produit de la syntonine qui se dissout à mesure. Comme cette action s'exerce progressivement de la périphérie au centre, les fragments de muscle, s'ils sont un peu volumineux, se présentent au bout de vingt-quatre heures tels que je vous les montre ici. Ils possèdent une partie centrale opaque, entourée d'une couche périphérique transparente plus ou moins épaisse. C'est cette couche sur laquelle les histologistes ont porté leurs observations. Détachons-en une portion avec les ciseaux, et, à l'aide de la pince et des aiguilles, dissocions-la sur une lame de verre dans une ou deux gouttes de la solution d'acide chlorhydrique; recouvrons d'une lamelle et examinons.

A un grossissement faible, nous voyons les tubes nerveux à myéline, reconnaissables encore, bien que notablement altérés, arriver jusqu'aux faisceaux primitifs et s'y terminer brusquement. C'est sur le point où la fibre nerveuse s'unit au faisceau musculaire que nous devons porter notre attention. A cet effet, il faut chercher dans la préparation un faisceau primitif situé superficiellement et présentant à l'observation une terminaison nerveuse. Il est vrai que l'on aperçoit également cette terminaison sur les faisceaux situés dans le second ou le troisième plan, grâce, d'une part, à la transparence de la substance musculaire, et d'autre part, à la possibilité de mettre nettement au point pour une profondeur quelconque de la préparation; néanmoins l'observation minutieuse des détails, telle qu'il convient de la faire, serait gênée par les faisceaux superposés.

Ayant donc trouvé un faisceau situé superficiellement qui possède, sur un de ses points directement accessible à l'observation, une terminaison nerveuse, se présentant soit de face, soit de profil, appliquons à son examen un grossissement de 300 à 500 diamètres. Nous y constaterons d'abord une striation transversale très-nette, bien qu'un peu irrégulière. La netteté de cette striation est due à l'action de l'acide chlorhydrique. Nous savons en effet que ce réactif, comme tous ceux qui ramollissent les muscles (voy. p. 225), tend à décomposer les faisceaux en disques superposés et exagère par conséquent les stries transversales.

Supposons que la fibre nerveuse atteigne le faisceau primitif par son bord, comme dans la préparation que j'ai disposée devant vous, et donne lieu par conséquent à une vue de profil.

Cette fibre semble s'arrêter brusquement au niveau de la substance striée, et finir par le renflement terminal du dernier segment interannulaire. Si nous suivons à ce niveau le trajet de la gaîne de Henle, dont le contour est très-net, nous la voyons se confondre des deux côtés avec le sarcolemme. De cette première observation nous devons conclure que ce n'est pas la membrane de Schwann qui se continue avec l'enveloppe du faisceau musculaire, mais bien la gaîne secondaire du tube nerveux. Quant à la membrane de Schwann, elle accompagne le renflement terminal, sur lequel elle est exactement appliquée. Que devient-elle au delà? Il est absolument impossible de s'en rendre compte au moyen de cette méthode.

Comme je vous l'ai dit, les auteurs qui admettent la continuation du sarcolemme avec la gaîne nerveuse ne définissent pas nettement cette gaîne (voy. p. 274). Il faut

en excepter Trinchese[1], qui, dans ses recherches sur le muscle abaisseur de la mâchoire de la torpille, a parfaitement reconnu, au moyen de l'acide chlorhydrique à 1 pour 1000, que c'est la gaîne de Henle qui se continue avec le sarcolemme. Il a vu en outre le cylindre-axe se diviser à la surface du muscle en une série de fibres contenues dans autant de canaux. Je n'ai jamais pu retrouver dans les muscles du lézard rien d'analogue au singulier dessin que Trinchese donne dans son mémoire, et je n'ai pas eu l'occasion de vérifier ses observations sur le muscle qu'il a employé pour ses recherches. Quoi qu'il en soit, cet histologiste n'en est pas moins le premier qui ait dit nettement que c'est avec la gaîne de Henle que se continue le sarcolemme.

Au delà du renflement terminal du tube à myéline, nous ne voyons guère à l'aide de cette méthode que des noyaux ratatinés plongés dans une substance granuleuse. Ces noyaux sont loin d'avoir la forme que leur donnent les auteurs dans les dessins qu'ils ont faits d'après des préparations obtenues à l'aide de l'acide chlorhydrique à 1 pour 1000; ils les représentent arrondis ou ovalaires, parce qu'ils savent que telle est leur forme normale; mais en réalité, après le traitement par les acides, ils sont rétrécis et anguleux.

Si nous observons maintenant une fibre nerveuse atteignant le faisceau primitif à sa partie supérieure et dont la terminaison se présente par conséquent de face, nous remarquerons sur ce faisceau, autour du point d'arrivée de la fibre nerveuse, une série de corps irréguliers qui correspondent à des noyaux; ils sont généralement au nombre de

[1] Trinchese, *Mémoire sur la terminaison périphérique des nerfs moteurs dans la série animale*, Journal de l'anatomie et de la physiologie, t. IV, 1867, p. 485.

quinze ou vingt chez le lézard. C'est là tout ce que l'on peut distinguer.

En résumé, la méthode de l'acide chlorhydrique est bonne pour établir l'existence des noyaux, et pour démontrer que le sarcolemme se continue avec la gaîne de Henle ; mais, relativement à la structure fine de la terminaison du nerf, elle ne nous révèle rien. C'est la raison pour laquelle Rouget, ne pouvant distinguer aucun détail dans cette terminaison, et voyant le cylindre-axe s'y perdre, a cru qu'elle était simplement constituée par une plaque s'appliquant à la surface de la substance striée. Le nom de plaque, qu'il a employé le premier, est resté ; quant à sa description, elle doit être rejetée, comme vous le reconnaîtrez bientôt en examinant des préparations faites par d'autres méthodes.

Continuant à suivre l'ordre historique que nous avons adopté, nous arrivons au procédé de Cohnheim. Pour l'appliquer, il est essentiel de se pourvoir d'avance de plusieurs réactifs. En premier lieu, il faut se procurer du sérum de lézard. A cet effet, après avoir coupé la tête à l'animal, on recueille son sang dans un verre de montre ; lorsque le caillot se rétracte, il s'en sépare deux ou trois gouttes de sérum, ce qui suffit amplement. Il est nécessaire, en outre, d'avoir préparé une solution de nitrate d'argent à 2 pour 1000, une solution d'acide acétique à 1 pour 100, de l'eau distillée, et enfin un liquide conservateur composé de parties égales d'eau et de glycérine. Muni de tous ces réactifs, voici comment il faut opérer.

Après avoir dénudé la cuisse du lézard, on enlève d'un coup de ciseaux la couche superficielle du muscle triceps avec son aponévrose d'enveloppe, pour n'être pas gênés

par cette dernière. Puis, avec des ciseaux courbes bien tranchants, on détache de petits fragments de ce muscle et on les porte sur une lame de verre dans une goutte de sérum pour les y dissocier. La dissociation, qui doit être faite avec beaucoup de ménagement, est favorisée par la disposition spéciale des fibres nerveuses dans les muscles de la cuisse. En effet, la plupart de ces fibres, y parcourant un long trajet depuis le point où elles quittent la branche nerveuse à laquelle elles appartiennent jusqu'à celui où elles pénètrent dans le faisceau primitif, sont déjà séparées de leurs connexions mutuelles dans le petit fragment du muscle qui a été enlevé avec les ciseaux. Il en résulte que chacune d'elles adhère seulement au faisceau primitif auquel elle se rend, et que celui-ci pourra être écarté des autres et isolé sans qu'il se produise aucun tiraillement et par conséquent aucune altération au niveau de l'éminence terminale.

A la suite de cette dissociation ménagée, les fragments de muscle sont portés sous le microscope et examinés à un faible grossissement, dans le but de reconnaître s'ils possèdent des terminaisons nerveuses. Dans le cas où ils en présentent, on les place dans un verre de montre contenant 1 ou 2 centimètres cubes de la solution de nitrate d'argent à 2 pour 1000. Au bout de dix à vingt secondes, on les enlève, on les porte dans une soucoupe remplie d'eau distillée et on les expose à la lumière du jour et, si c'est possible, directement au soleil. Lorsqu'ils y sont devenus bruns ou noirs, on les plonge dans la solution d'acide acétique à 1 pour 100. Ces faisceaux, qui s'étaient ratatinés sous l'influence du nitrate d'argent, se gonflent dans l'acide acétique et reprennent leur dimension première. Au moment où ils sont revenus à une forme régulièrement cylindrique, on les retire de l'acide et on les met sur la

lame de verre, dans une goutte du mélange d'eau et de glycérine.

La terminaison nerveuse ne se faisant que sur une partie du pourtour de la fibre, il faut, pour qu'elle soit accessible à l'observation, qu'elle se présente du bon côté, soit de profil, soit de face. Aussi doit-on faire un premier examen à un faible grossissement pour reconnaître quelle est sa position, et, si elle n'est pas favorable, agir au moyen des aiguilles sur le faisceau primitif, pour le retourner jusqu'à ce que le point où pénètre le nerf se montre convenablement. Cette manipulation se fait mieux dans le mélange d'eau et de glycérine que dans l'eau pure ; grâce à la viscosité de la glycérine, les parties s'y déplacent plus lentement et se maintiennent dans la position qu'on leur donne avec les aiguilles. Puis on recouvre d'une lamelle que l'on soutient au moyen de cales de papier ou de moelle de sureau.

Tous les détails de ce procédé, dont la description a pu vous paraître un peu longue, sont indispensables à la réussite. L'emploi du sérum est nécessaire pour exécuter la dissociation sans que le faisceau primitif soit altéré. Le séjour dans le nitrate d'argent doit être très-court, parce que l'on se propose de colorer seulement la surface du faisceau ; il faut donc que le réactif ne pénètre que dans sa portion superficielle; autrement il deviendrait complétement noir, et il serait impossible d'y rien reconnaître. La durée du séjour dans l'acide acétique doit varier avec celle de l'immersion dans le nitrate d'argent ; en effet, plus l'action de ce dernier réactif aura été considérable, plus il faudra de temps pour que l'acide acétique produise son effet. Cependant il ne faut pas le faire agir trop longtemps ; dès que le faisceau primitif a repris à peu près sa forme, il doit être retiré de la solution acide et placé dans la glycérine.

Sur une préparation faite à l'aide de ce procédé compliqué, et lorsqu'elle est bien réussie, les faisceaux musculaires colorés en brun montrent une striation transversale simple et serrée, comme ils la présentent en général lorsqu'ils sont revenus sur eux-mêmes. En certains points de leur surface, on remarque des images incolores qui correspondent à des corps cellulaires. Lorsque la terminaison se présente de face, on voit le tube nerveux réservé en blanc se séparer en deux rameaux qui se divisent à leur tour et se subdivisent, de manière à former une arborisation plus ou moins complète réservée en blanc sur le fond brun. C'est en observant cette arborisation, obtenue par Cohnheim au moyen du procédé que je viens de décrire, que Kühne a été conduit à admettre que la plaque motrice a une constitution analogue à celle qui avait été décrite et figurée par Krause.

Discutons maintenant la valeur des résultats fournis par cette méthode. L'image qu'elle donne sur le faisceau musculaire au niveau de la terminaison nerveuse peut être considérée comme une image négative. Si elle correspond à certains objets et si elle en montre la disposition, c'est seulement parce qu'au-dessous de ces objets la substance striée n'a pas été colorée. En d'autres termes, le dessin que nous observons est du même genre que celui qui se produirait sur un papier sensible, exposé à la lumière après que l'on aurait disposé à sa surface des objets divers. Lorsque la lumière aurait exercé son action, on trouverait sur le papier des parties réservées correspondant à la place occupée par ces objets. Il est évident que l'on n'obtiendrait pas ainsi la forme des objets eux-mêmes, mais simplement celle de la place protégée par eux. Il en est de même pour les préparations de la terminaison des nerfs dans les muscles faites au moyen du nitrate d'argent; le dessin qu'elles nous

montrent est seulement celui des régions protégées contre le sel métallique. Elles n'en sont pas moins intéressantes et instructives ; en effet, il faut bien qu'il y ait à la surface du faisceau musculaire quelque chose qui produise cette ramification compliquée. L'attention des observateurs ayant été éveillée, ils ont cherché à reproduire au moyen d'autres méthodes des images analogues, et les résultats combinés de ces différentes recherches ont pris les caractères de la certitude.

Cependant la méthode de l'argent ne saurait permettre de déterminer si les extrémités libres, ces sortes de bourgeons ou de pointes que dessine le réactif, sont les véritables terminaisons, ou s'il en existe d'autres. Il serait possible en effet que les fibres nerveuses continuassent au delà, dans la profondeur de la substance musculaire, et que dès lors le dessin n'en présentât aucune trace, puisqu'il correspond seulement à ce qui se trouve à la superficie du faisceau.

En second lieu, cette méthode ne nous montre pas si les terminaisons nerveuses ainsi dessinées sont au-dessus ou au-dessous du sarcolemme. Cohnheim avait cru, il est vrai, trouver dans ses préparations la preuve que la membrane du faisceau primitif recouvre ces terminaisons. Parmi les nombreuses imprégnations qu'il fit, il en rencontra où, le faisceau étant rompu à une petite distance de l'éminence, la substance musculaire gonflée faisait saillie au delà du sarcolemme. Sur la portion de substance ainsi échappée et mise à nu, il voyait se continuer l'image de la terminaison nerveuse. Il en concluait que cette terminaison est appliquée directement sur la substance striée.

Mais, pour peu que l'on y réfléchisse, on reconnaîtra que ce n'est pas là une preuve concluante. En effet, ce qui se colore par le nitrate d'argent, c'est la substance striée; que

l'arborisation nerveuse soit appliquée directement à sa surface, ou qu'elle en soit séparée par une membrane transparente et mince comme le sarcolemme, elle n'en laissera ni plus ni moins son image réservée sur la substance musculaire, et cette image se verra, soit à travers le sarcolemme lorsque celui-ci recouvre le faisceau musculaire, soit directement, aux points où ce faisceau est dénudé. Reprenons notre comparaison avec un papier sensible à l'action de la lumière : l'image des objets disposés sur ce papier s'y produira également si on les y place directement ou si on les en sépare au moyen d'une lame de verre.

TRENTE-NEUVIÈME LEÇON

(15 MAI 1877)

Terminaison des nerfs dans les muscles striés.

Méthode de l'or. — Description du procédé de Loewit. — Parties renflées et rétrécies du tube nerveux. — Arborisation terminale constituée par des fragments séparés les uns des autres. — Zone granuleuse. — Utilité de ces préparations pour critiquer la manière de voir de Gerlach. — Procédé d'Ewald. — Procédé de l'auteur. Acide osmique et chlorure d'or. — Manière de l'appliquer. — Résultats. — Impossibilité de conserver les préparations.
Préparations obtenues avec l'acide osmique et les matières colorantes. — Précautions à prendre pour la dissociation. — Résultats : Distinction de tro i espèces de noyaux : Noyaux vaginaux, noyaux fondamentaux, noyaux de l'arborisation.
Coupes transversales. — Procédé de durcissement. — L'arborisation terminale est située sous le sarcolemme.

Messieurs,

Je vous ai parlé dans la dernière leçon des préparations obtenues au moyen du nitrate d'argent, et je vous ai montré que l'emploi de ce réactif, qui permet d'observer les arborisations d'une façon si nette, ne nous donne pas réponse à deux questions fondamentales, à savoir si ces arborisations sont au-dessus ou au-dessous du sarcolemme, et si elles sont en réalité les dernières terminaisons nerveuses.

Néanmoins cette méthode a eu l'avantage de montrer que l'éminence nerveuse contient une arborisation et de conduire les histologistes à rechercher d'autres moyens pour la démontrer.

Parmi les réactifs que l'on a mis en usage, je vous signalerai en premier lieu le chlorure d'or. Il a été appliqué de bien des manières à l'étude de la terminaison des nerfs dans les muscles striés.

Le procédé de Gerlach, dont je vous parlerai d'abord, réussit très-rarement ; je ne vous engage pas à le suivre. Les recherches sur la terminaison des nerfs dans les muscles étant déjà par elles-mêmes longues et difficiles, il est inutile de perdre du temps à essayer un procédé qui donne des résultats aussi incertains, surtout si l'on peut arriver beaucoup plus sûrement en employant le chlorure d'or d'une autre façon.

Il est un autre procédé qui donne des résultats assez constants et qui a l'avantage de fournir des préparations persistantes. J'en conserve depuis plusieurs mois ; on y voit encore d'une manière très-nette les arborisations terminales. Ce procédé est dû à Loewit[1], qui s'en est servi pour l'étude de la terminaison dans les muscles lisses ; E. Fischer[2] l'a employé le premier dans la recherche des terminaisons nerveuses des muscles volontaires.

Pour l'appliquer, il faut se pourvoir d'acide formique et d'une solution de chlorure d'or à 1 pour 100. On commence par préparer une solution d'acide formique au tiers (acide formique, 1 ; eau distillée, 2) ; on en met quelques centimètres cubes dans un verre de montre ; puis, enlevant au moyen des ciseaux de petits fragments de muscles contenant des nerfs, on les place dans ce mélange. Lorsqu'ils sont devenus transparents, ce qui se produit au bout d'une demi-minute à une minute, on les porte dans un second

[1] Loewit. *Die Nerven der glatten Muskulatur*. Académie des sciences de Vienne, t. LXXI, 22 avril 1875.

[2] E. Fischer. *Ueber die Endigungen der Nerven im quergestreiften Muskel der Wirbelthiere*, Arch. f. micr. Anat., t. XIII, 1865, p. 365.

verre de montre qui contient 1 à 2 centimètres cubes d'une solution de chlorure d'or à 1 pour 100. On les y laisse dix à quinze minutes jusqu'à ce qu'ils soient devenus jaunes dans toute leur masse. Ils en sont alors retirés et placés dans un petit vase qui contient de l'acide formique au tiers. Ils y sont conservés dans un endroit complétement obscur pendant vingt-quatre heures; puis on les met, pendant vingt-quatre heures encore, dans de l'acide formique pur, en les maintenant également à l'obscurité.

Lorsqu'ils ont subi l'action de ces différents réactifs, les fragments de muscle sont portés dans l'eau distillée. On reconnaît alors qu'ils ont été diversement modifiés dans leurs différentes couches. Leur surface a pris une teinte gris jaunâtre sale, tandis que leur centre présente une coloration violette. Cette coloration de la partie centrale fait présager un résultat heureux, car c'est précisément à sa limite que se trouvent les fibres musculaires les plus convenables pour l'étude.

Après avoir enlevé, au moyen de ciseaux fins, la couche superficielle, on détache, sous l'eau distillée et en s'aidant surtout de la pince et des ciseaux, les faisceaux qui se trouvent à la limite des deux couches, ou qui sont compris à la fois dans la portion grise et dans la portion violette. On reconnaît que l'on a réussi lorsque, à un faible grossissement, on distingue un certain nombre d'élégants bouquets d'un violet plus ou moins foncé, se détachant sur les faisceaux musculaires incolores ou colorés en lilas. Si l'on n'en rencontre pas, il faut abandonner la préparation et en faire une nouvelle.

Lorsque l'on a recueilli des faisceaux musculaires munis de terminaisons nerveuses, ces dernières sont le plus souvent disposées d'une manière peu favorable pour l'étude. Quelquefois elles sont masquées par des éléments placés au-

dessus d'elles; d'autres fois, elles occupent la face inférieure d'un faisceau.

Il est donc nécessaire de les disposer autrement. Pour cela, on laisse tomber sur les fragments musculaires une ou deux gouttes de glycérine. Puis, à l'aide des aiguilles, on opère avec beaucoup de soin et de ménagements la dissociation des parties dans lesquelles on a reconnu des arborisations terminales. De temps à autre, on porte la préparation sous le microscope, et, en l'examinant à un faible grossissement, on se rend compte du résultat obtenu. Lorsqu'on a réussi à isoler un fragment de faisceau portant un bouquet nerveux terminal, on s'assure si ce bouquet se trouve à la partie superficielle du faisceau. S'il ne s'y trouve pas, on agit avec les aiguilles, tout en laissant la préparation sur la platine du microscope, de manière à faire rouler le faisceau sur lui-même jusqu'à ce qu'il se présente favorablement. Cette manipulation s'effectue plus facilement dans la glycérine que dans l'eau, parce que les faisceaux y flottent moins et sont retenus par la viscosité du liquide dans la position qu'on leur donne.

Quand les fragments sont convenablement disposés pour la vue des arborisations terminales, la préparation est achevée en suivant les procédés ordinaires.

Je vous indiquerai, dans quelques instants, les critiques que l'on peut adresser à cette méthode; nous devons auparavant constater les résultats qu'elle permet d'obtenir.

Lorsque le fragment musculaire, après avoir subi toutes ces réactions, présente une partie centrale violette, on peut espérer que l'on a réussi; c'est-à-dire qu'il y a presque toujours alors des faisceaux primitifs où l'arborisation nerveuse est bien colorée. En revanche, il n'y faut pas compter si, après l'emploi méthodique de l'or et de l'acide formique, les fragments sont jaunes dans toute leur masse,

ce qui arrive souvent quand on les a choisis trop petits.

Nous avons opéré principalement chez les lézards; mais ce procédé réussit également bien chez les mammifères, les reptiles et les batraciens; il est donc d'une application générale.

Cependant, le résultat obtenu n'est pas constamment le même; entre deux préparations faites dans des conditions exactement semblables, il y a toujours de petites différences; elles tiennent, soit à la dimension des fragments musculaires que l'on a pris, soit à la durée de l'action des réactifs, soit enfin à des circonstances qui nous échappent.

Les nerfs qui cheminent entre les faisceaux musculaires s'accusent par leur coloration; les tubes nerveux qui les composent présentent des parties renflées et des parties rétrécies. Les parties renflées sont colorées en violet très-foncé, tandis que les parties rétrécies, qui correspondent aux étranglements annulaires, sont le plus souvent incolores ou moins colorées. L'or ainsi employé colore donc la myéline plus fortement que le cylindre-axe; souvent même ce dernier échappe complétement à la coloration.

Du reste, dans toutes les préparations où l'on fait usage des sels d'or, il est impossible d'obtenir des résultats constants. Comme j'ai déjà eu l'occasion de vous le dire, leur action est soumise à des variations dont les causes nous échappent. Je dois tenir compte de ces variations, et c'est pour cela que je suis obligé de vous dire, à propos de telle ou telle coloration, qu'elle se produit souvent, ou qu'elle est sujette à exception; en un mot, il n'est pas possible d'indiquer d'avance un résultat certain, comme on peut le faire à propos de la plupart des autres méthodes.

A son arrivée sur le faisceau primitif, le nerf se termine par un étranglement annulaire, au niveau duquel il émet deux, trois ou quatre branches, colorées comme lui en

violet foncé ou en noir. Ces branches se divisent à leur tour de manière à donner naissance à un certain nombre de rameaux. Quant à ces derniers, ils présentent des parties renflées alternant avec des parties rétrécies. Souvent, le plus souvent même, cette disposition moniliforme s'exagère à tel point que les parties rétrécies deviennent invisibles; on observe alors un grand nombre d'îlots arrondis ou irréguliers, colorés en violet, qui, bien que disposés en série,



Fig. 9. — Arborisations terminales des muscles de la cuisse du lézard gris, préparées suivant le procédé de Loewit.

sont absolument isolés les uns des autres, et paraissent ne pas être en relation avec le reste de l'arborisation terminale (voy. fig. 9).

Cette arborisation se détache généralement sur un fond homogène, grisâtre ou violet, qui s'étend uniformément sur tout le faisceau; d'autres fois, au contraire, elle paraît appliquée sur une surface granuleuse, colorée en violet plus ou moins foncé, et qui correspond par sa forme et sa dimension à l'éminence terminale; dans certains cas, enfin, surtout quand l'arborisation est un peu étendue, comme chez le lézard vert, la zone granuleuse est limitée au voisi-

nage le plus immédiat de ses branches, et entoure chacune d'elles comme d'une atmosphère nuageuse (voy. fig. 10).

Il ne faudrait pas conclure de ces différents aspects que cette substance granuleuse existe chez certains lézards, tandis qu'elle manquerait chez d'autres. Son apparition plus



Fig. 10. — Arborisation terminale des muscles de la cuisse du lézard vert, préparée suivant la méthode de Loewit.

ou moins complète tient à l'irrégularité à laquelle sont sujets les résultats de la méthode de l'or.

Dans aucune des éminences terminales il n'est possible de distinguer des noyaux; ces éléments ne sont pas colorés par l'or employé suivant le procédé de Loewit.

Les images que je viens de décrire sont produites par la coloration des éléments eux-mêmes; elles sont donc positives. Si nous les comparons aux images négatives obtenues au moyen du nitrate d'argent, une première différence nous frappera : l'arborisation, au lieu d'être continue comme l'imprégnation d'argent nous l'a montrée, est au contraire constituée ici, non-seulement par des parties renflées alternant avec des parties rétrécies, mais encore par des segments complétement libres.

J'ai disposé sous un de ces microscopes une préparation de muscles intercostaux de la couleuvre où cette disposition est très-accusée; les éminences terminales, auxquelles se rendent les cylindres-axes colorés en violet, semblent constituées par un grand nombre de corps irréguliers, affectant la même coloration, et que l'on serait tenté de prendre pour des noyaux. Ce ne sont pas des noyaux, car, ainsi que nous le savons par l'examen d'autres préparations, ces éléments, je le répète, ne se colorent pas par le procédé de Loewit. Ces corps sont simplement des fragments séparés de l'arborisation terminale.

La fragmentation de cette arborisation est due à l'action de l'acide formique, qui a gonflé le faisceau musculaire et altéré les ramifications cylindraxiles jusqu'à les rompre. Les autres acides y produisent des modifications semblables. Il est probable même que les histologistes qui ont employé l'acide chlorhydrique à 1 pour 1000 ont souvent pris pour des noyaux ce qui n'était que des parties détachées de l'arborisation terminale.

Tous ces faits montrent que la méthode de Loewit ne donne pas des résultats absolument certains; elle conduirait même à des erreurs si l'on y avait une confiance trop exclusive. C'est ainsi que l'on serait amené, par exemple, à soutenir que l'arborisation terminale possède réellement les formes que vous venez d'observer. En outre, cette méthode ne nous indique pas si l'arborisation se trouve au-dessus ou au-dessous du sarcolemme, et elle ne nous donne aucun renseignement sur les rapports de ses branches terminales avec les noyaux de l'éminence. Elle a cependant l'avantage de fournir des éléments pour la critique de la manière de voir de Gerlach. D'après cet histologiste, vous vous en souvenez, l'arborisation qui nous occupe ne serait pas réellement terminale; ses ramifications se con-

tinueraient au delà des limites où elles sont nettement visibles, pour constituer dans le faisceau musculaire tout entier un réseau ou un plexus intravaginal (voy. p. 259 et 263). A l'aide de la méthode de Loewit il est facile de démontrer qu'il n'y a pas continuité entre la fibre nerveuse et un réseau nerveux intravaginal.

Cependant, cette méthode permet d'obtenir le réseau que Gerlach a décrit. En effet, lorsqu'un fragment de muscle, traité successivement par l'acide formique, l'or et l'acide formique, a été dissocié dans l'eau distillée, sa partie centrale violette se décompose habituellement sous l'action des aiguilles en une poussière qui tombe au fond du vase. En examinant cette poussière au microscope, on reconnaît qu'elle est composée de particules musculaires plus ou moins colorées par l'or. Les unes correspondent à des faisceaux primitifs vus suivant leur longueur, tandis que d'autres représentent leur coupe transversale.

Sur les premières, on distingue des séries longitudinales de granulations violettes plus ou moins foncées qui partagent le faisceau en bandes parallèles; entre ces traînées principales se remarquent des lignes plus fines et plus régulières également colorées en violet. Sur les secondes, vous observerez l'image dite des champs de Cohnheim, c'est-à-dire que la tranche du faisceau musculaire paraîtra divisée en une série de champs incolores par une substance intermédiaire colorée en violet plus ou moins foncé. En certains points, ceux où trois champs au moins se rencontrent, se voit une tache plus foncée, semblable à un grain noir ou à un épaississement notable de la cloison qui limite les champs. C'est exactement l'analogue de ce que Gerlach a figuré dans son second mémoire, et qu'il considère comme le réseau ou le plexus nerveux intravaginal[1].

[1] Gerlach. *Ueber das Verhältniss der nervösen und contractilen Substanz*

En réalité, les traînées longitudinales granuleuses correspondent à des séries linéaires de granulations protéiques et graisseuses, disposées régulièrement entre les cylindres primitifs. Les lignes violettes plus fines qui leur sont parallèles représentent les cloisons protoplasmiques, qui, sur les vues transversales, délimitent si nettement les champs de Cohnheim.

Le plexus intravaginal décrit par Gerlach, et que cet auteur a pris pour la terminaison du nerf dans le muscle, est donc tout simplement le réseau protoplasmique du faisceau primitif, plus ou moins chargé de granulations graisseuses.

Les résultats fournis par le procédé de Loewit doivent être, ainsi que je vous l'ai dit, contrôlés par d'autres moyens de recherches. Déjà, l'année dernière, Ewald[1] a essayé de le faire en employant le sel d'or d'une façon différente.

Sa méthode consiste à enlever de petits fragments de muscle, qui sont dissociés dans une solution de chlorure de palladium additionnée d'acide chlorhydrique; puis les faisceaux musculaires, dégagés les uns des autres et munis de leurs terminaisons nerveuses, sont portés dans une solution de chlorure double d'or et de potassium à 1 pour 500, où on les laisse dans l'obscurité pendant une minute. Ensuite ils sont lavés à l'eau distillée, dans laquelle ils sont maintenus à l'obscurité pendant vingt-quatre heures, et enfin montés en préparations persistantes dans un mélange de glycérine 40, eau 20, additionné d'une goutte d'acide chlorhydrique au quart.

des quergestreiften Muskels. Arch. f. micr. Anat., t. XIII, 1876, Pl. XXVII, fig. 2, 3 et 4.

[1] Ewald. *Ueber die Endigung der motorischen Nerven in den quergestreiften Muskeln*. Pflüger's Arch. XII, 1876, p. 13.

Je n'ai pas employé la méthode d'Ewald pour vérifier les résultats de celle de Loewit, parce qu'elle est sujette à la même critique. Dans l'une comme dans l'autre, les faisceaux musculaires, avant d'être soumis à l'action du sel d'or, sont d'abord traités par une solution acide qui doit modifier l'arborisation terminale et qui la modifie en effet, si on s'en rapporte aux figures de l'auteur, notamment celles qui portent les numéros 9, 10 et 11. Il me fallait donc essayer d'un autre procédé de contrôle.

Vous vous souvenez que, à propos de l'organe électrique de la torpille, je vous ai indiqué une méthode qui consiste à fixer les éléments par l'acide osmique et à les colorer ensuite par le chlorure double d'or et de potassium. Je devais nécessairement chercher à l'appliquer aux faisceaux musculaires. J'ai beaucoup tâtonné; j'ai perdu un certain temps en recherches inutiles; mais je suis arrivé enfin à obtenir des préparations, sinon persistantes, du moins parfaitement démonstratives, à l'aide du procédé suivant :

Dans le triceps fémoral du lézard, je fais une injection interstitielle d'acide osmique à 1 pour 100; puis j'enlève le muscle et je le divise dans l'eau en fascicules que je porte dans le chlorure d'or à 1 pour 1000, où je les abandonne dans l'obscurité pendant douze heures. Au bout de ce temps, je les place dans l'eau distillée pour continuer la dissociation.

Tous les faisceaux primitifs ne sont pas également modifiés par la double action de l'acide osmique et du sel d'or. En effet, comme j'ai fait arriver le premier de ces réactifs par injection interstitielle, les éléments musculaires qui se sont trouvés au voisinage immédiat de la pointe de la canule ont été atteints par la solution concentrée et ont dû être fortement fixés, tandis que, avant d'arriver aux éléments plus éloignés, cette solution aura été diluée parce

qu'elle se sera mélangée avec une quantité de plus en plus grande de plasma musculaire ; à la limite de sa diffusion, l'acide osmique n'aura donc plus exercé qu'une action très-faible. C'est dans ces régions, où les faisceaux simplement fixés sans être fortement modifiés, que le sel d'or agit avec le plus de succès. Je vous ferai remarquer que l'on n'obtiendrait pas un résultat aussi avantageux si l'on employait d'emblée une solution étendue d'acide osmique, parce que l'eau de la solution exercerait sur les faisceaux une action nuisible. Cette action est évitée ici, puisque c'est le plasma musculaire lui-même qui sert à diluer le réactif.

En enlevant avec des ciseaux, sur la limite des portions atteintes par l'osmium et reconnaissables à leur coloration, de petits groupes de faisceaux musculaires, et en les examinant à un faible grossissement après les avoir étalés avec les aiguilles, on trouvera des arborisations terminales bien colorées. On séparera alors avec ménagement les faisceaux les uns des autres à l'aide des aiguilles, et, après les avoir disposés convenablement pour l'examen, on terminera la préparation.

En l'observant avec un grossissement plus fort, on distinguera les détails de l'arborisation terminale. De même qu'après l'emploi du procédé de Loewit, le cylindre-axe du tube nerveux afférent est incolore ou à peine teinté au niveau des étranglements ; en revanche, les terminaisons nerveuses, fortement colorées en violet, ne présentent pas de solutions de continuité (voy. Pl. VII, fig. 2). L'arborisation terminale est plus complète et plus régulière que celle révélée par le nitrate d'argent.

Cette méthode a pourtant un défaut : les préparations qu'elle fournit ne se conservent pas. Peut-être arriverait-on à les rendre persistantes en plongeant les muscles dans

l'acide formique après l'action de l'acide osmique et du chlorure d'or.

Cette méthode me conduit à vous parler de l'étude de la terminaison des nerfs dans les muscles à l'aide de l'acide osmique, soit employé seul, soit avec traitement consécutif par des matières colorantes diverses.

Il est à peine nécessaire de vous rappeler l'action de l'acide osmique sur les nerfs. Vous savez que, colorant la myéline en noir, il laisse le cylindre-axe à peu près incolore. Quant à la substance musculaire, il lui communique une teinte jaune brunâtre plus ou moins intense, suivant que son action a été plus ou moins prolongée ou que la solution employée a été plus ou moins forte.

Lorsque les faisceaux contiennent des granulations graisseuses, ce qui se rencontre fréquemment chez les reptiles et chez les batraciens, ils présentent, après l'action de l'acide osmique, un aspect analogue à celui qu'ils possèdent après le traitement par la méthode de l'or (voy. p. 298). Ces granulations, disposées en séries linéaires et colorées en brun par l'osmium, figurent dans l'intérieur du faisceau primitif une striation longitudinale grossière. Ce fait seul suffirait à montrer que les lignes colorées par l'or dans les faisceaux musculaires, et qui sont les mêmes que nous voyons noircies sous l'influence de l'acide osmique, ne peuvent pas être des expansions nerveuses terminales. En effet, chez les reptiles et chez les mammifères les ramifications nerveuses terminales ne sont pas colorées par l'acide osmique, attendu qu'il ne manifeste nettement dans les nerfs que la myéline.

Connaissant l'action de ce réactif d'une part sur les nerfs, de l'autre sur les muscles, il nous reste à rechercher com-

ment il modifie l'arborisation terminale. Pour appliquer l'acide osmique, le procédé qui se présente le premier à l'esprit consisterait à baigner les faisceaux musculaires dans une solution étendue de ce réactif, dans laquelle l'action nocive de l'eau serait évitée en la remplaçant par l'eau salée à 1 pour 200, qui, comme on le sait (voy. t. I, p. 265), altère peu les éléments (acide osmique 1, eau 1000, chlorure de sodium 5). Mais, en opérant ainsi, on s'aperçoit bientôt que l'acide osmique n'agit pas assez rapidement.

Il est donc préférable de faire usage de l'injection interstitielle, au moyen de laquelle le liquide fixateur arrive au contact des faisceaux tendus aussi directement que s'ils étaient isolés. L'action de l'acide osmique ne doit pas être prolongée, parce que les modifications profondes survenues alors dans la constitution des éléments empêchent leur coloration subséquente par le carmin. Aussi, immédiatement après que l'on a fait l'injection, on enlève le muscle et on le plonge dans l'eau distillée. Il y est dissocié, non pas au moyen des aiguilles, mais surtout à l'aide des ciseaux et de la pince. Voici pourquoi : Lorsqu'on opère seulement avec les aiguilles pour isoler un faisceau musculaire, le tube nerveux afférent de ce dernier est déchiré, et le plus souvent il se brise au point où il entre dans l'éminence terminale, ce qui empêche de reconnaître l'origine de l'arborisation; ou bien, s'il en reste un fragment adhérent au faisceau musculaire, ce fragment aura été tiraillé et il y sera survenu des modifications qui empêchent de reconnaître exactement les rapports et la disposition de l'arborisation terminale. Si au contraire on commence par diviser le muscle avec des ciseaux en petits fragments, en ayant soin de faire les sections aussi parallèlement que possible à la direction des faisceaux musculaires, et que l'on sépare ensuite ces derniers délicatement dans l'eau à l'aide des ai-

guilles, on reconnaîtra les points où ils sont encore reliés les uns aux autres par des nerfs; on coupera alors ces nerfs à l'aide de ciseaux très-fins, de manière à en laisser une partie adhérente au faisceau auquel ils se rendent et à ménager parfaitement leur terminaison.

Je m'arrête dans la description de ce procédé; il est impossible d'en indiquer tous les détails, qui doivent varier, du reste, avec les circonstances de l'opération. Il faut pour la réussite de ces préparations délicates une certaine habileté de main que l'on ne possède pas toujours d'emblée, mais que tous peuvent acquérir après quelque temps d'exercice.

Considérons d'abord un tube nerveux isolé cheminant entre les faisceaux musculaires; nous y distinguerons les segments interannulaires et leurs noyaux d'une part, et de l'autre la gaîne de Henle avec ses noyaux. Suivons ce tube jusqu'au faisceau auquel il se termine. Cette terminaison peut se faire de plusieurs façons. La plus simple est celle-ci : La gaîne secondaire se continue avec le sarcolemme pour revêtir l'éminence nerveuse. A ce niveau, le dernier segment présente un étranglement annulaire auquel la myéline s'arrête. Le cylindre-axe continue, et, autant que l'on peut en juger (car ici on n'est plus renseigné comme auparavant par l'existence d'étranglements), il est encore recouvert de la membrane de Schwann. Celle-ci semblerait donc accompagner le cylindre-axe dans l'intérieur du faisceau. Ne poursuivons pas plus loin l'analyse, et occupons-nous d'abord des autres variétés de terminaisons qui peuvent se présenter.

Quelquefois, immédiatement avant son entrée dans le faisceau primitif, le tube nerveux se divise (toujours au niveau d'un étranglement annulaire) et donne naissance à deux tubes à myéline constitués chacun par un seul segment.

Ces deux nouveaux tubes atteignent la fibre musculaire dans le sein de la même éminence terminale, en deux points plus ou moins écartés l'un de l'autre. La gaîne secondaire s'est divisée sur cette bifurcation du tube nerveux; puis elle recouvre l'éminence, mais sa disposition est un peu plus complexe que dans la première forme que nous avons examinée.

La complexité est encore plus grande lorsque chacun des tubes secondaires se divise à son tour en deux nouveaux tubes, et qu'ainsi le nerf afférent pénètre dans la fibre musculaire par quatre points voisins, constituant pour ainsi dire quatre éminences confondues les unes avec les autres.

Ces variétés de disposition des tubes nerveux à leur entrée dans l'éminence terminale ne constituent pas des différences importantes, mais elles servent de transition entre la terminaison motrice telle qu'elle existe chez les lézards et les mammifères d'une part, et de l'autre chez la grenouille.

Dans les terminaisons nerveuses dont nous venons d'esquisser la disposition générale, nous avons à considérer l'expansion de la gaîne de Schwann et celle de la gaîne de Henle. Or, chacune de ces gaînes possède des éléments cellulaires spéciaux. La gaîne de Henle est revêtue d'une couche endothéliale. La gaîne de Schwann est doublée d'une couche protoplasmique dans laquelle est logé un noyau par segment. Si donc ces gaînes en se modifiant forment une partie constitutive des terminaisons motrices, il nous sera possible de nous en rendre compte par l'observation de leurs noyaux, qui doivent les accompagner dans leur transformation.

Pour cette étude, je vous engage à choisir la couleuvre. Après avoir fixé les muscles intercostaux de cet animal par une injection interstitielle d'acide osmique, vous les détacherez, vous les mettrez dans un verre de montre avec

1 ou 2 centimètres cubes de picrocarminate et vous les y laisserez pendant une heure environ. Puis ils seront lavés et montés dans la glycérine additionnée de 1 pour 100 d'acide formique. Dans ces muscles, que leur minceur permet d'examiner tout entiers, vous chercherez des faisceaux qui, situés immédiatement sous la lamelle, présentent leur éminence nerveuse du côté de l'œil de l'observateur. A l'extrémité du tube nerveux à myéline, vous reconnaîtrez l'épanouissement de la gaîne de Henle et le resserrement de la gaîne de Schwann embrassant le renflement terminal de la gaîne médullaire. Au delà de ce renflement, ou bien autour de lui, suivant que l'éminence terminale sera vue de profil ou de face, vous remarquerez des noyaux colorés en rouge. En les considérant avec attention, vous serez frappés des différences qu'ils présentent. Les uns sont petits et ont des contours irréguliers ; les autres, très-grands, généralement situés au-dessous des premiers, sont ovalaires ; ils montrent un double contour très-net et possèdent des nucléoles volumineux (Pl. VII, fig. 5). Les premiers sont fortement colorés par le carmin, tandis que les seconds sont à peine rosés, ce qui peut tenir soit à une différence d'épaisseur, soit à une différence d'affinité pour la matière colorante.

Sur des vues de profil, vous observerez, immédiatement au-dessous de la membrane qui revêt l'éminence, des noyaux fortement colorés en rouge. Plus profondément, vous distinguerez des noyaux plus volumineux et plus pâles ; enfin, entre les premiers et les seconds vous remarquerez encore des noyaux irréguliers, plus colorés et plus petits que ceux de la couche profonde.

Cette observation établit qu'il existe en réalité dans l'éminence terminale trois espèces de noyaux. Les premiers, situés à la face profonde de la membrane qui revêt l'éminence, sont semblables à ceux qui doublent la gaîne de

Henle. Bien que je n'aie pas réussi à manifester autour d'eux au moyen du nitrate d'argent des limites cellulaires, leur forme aplatie me semble démontrer qu'ils appartiennent à un revêtement endothélial ; je suis convaincu que ces noyaux appartiennent bien à la membrane de l'éminence et qu'ils correspondent à des cellules analogues à celles de la gaîne de Henle ; aussi je les nommerai noyaux de la gaîne ou *noyaux vaginaux*.

Quant aux grands noyaux clairs, peu colorés par le carmin et à nucléoles volumineux, qui se trouvent à la partie profonde, je vous propose de les appeler *noyaux fondamentaux*, car ce sont eux qui caractérisent, à proprement parler, l'éminence nerveuse. Enfin, je donnerai aux noyaux intermédiaires le nom de *noyaux de l'arborisation*, car, ainsi que je vous le montrerai à l'aide d'autres méthodes, ils sont situés sur les branches de l'arborisation terminale.

Lorsque les préparations faites au moyen de l'acide osmique ont été colorées soit avec le picrocarminate, soit avec la purpurine, l'arborisation terminale peut être reconnue, mais seulement d'une façon assez vague, sous la forme de cordons ramifiés clairs, se détachant sur un fond plus sombre.

D'autres matières colorantes, comme l'hématoxyline par exemple, ne peuvent pas être appliquées ici, parce qu'elles colorent aussi fortement la substance musculaire que les ramifications nerveuses. J'ai même essayé de décolorer après coup la substance musculaire, mais sans arriver à aucun résultat satisfaisant. Dans la prochaine leçon, du reste, lorsque je vous parlerai de l'arborisation terminale, je vous indiquerai des méthodes qui permettent de la suivre très-exactement.

Avant d'arriver à ces méthodes, il faut que j'attire votre attention sur un fait relatif à l'éminence nerveuse et qui

est nettement reconnaissable après l'action de l'acide osmique. Je me sers, comme vous le voyez, de ce nom ancien d'éminence nerveuse préférablement à celui de plaque motrice, car je ne vois aucune raison d'adopter le nom de plaque pour un organe complexe, formé d'une arborisation, d'une substance granuleuse, de trois espèces de noyaux, et dans la constitution duquel entrent encore les expansions de la gaîne de Schwann et de celle de Henle. Sur les préparations où l'éminence est vue de profil, on n'aperçoit entre elle et la substance striée aucune ligne de démarcation correspondant au sarcolemme. Cette observation établit qu'il y a contact immédiat entre la terminaison nerveuse et la substance musculaire; elle vient confirmer l'opinion que nous avaient permis de nous former les préparations faites à l'aide de l'acide chlorhydrique sur la situation de cette terminaison au-dessous de la membrane d'enveloppe du faisceau primitif.

Les préparations faites avec le nitrate d'argent concourent aussi à démontrer que l'éminence nerveuse est située au-dessous du sarcolemme. En effet, ce réactif ne révèle nulle part une soudure, qui devrait exister si le sarcolemme et la gaîne de Henle, développés d'une façon indépendante l'un de l'autre, s'étaient ensuite réunis.

La continuité de la membrane de Henle et du sarcolemme peut être reconnue encore sur des coupes transversales de faisceaux musculaires faites au niveau d'une éminence nerveuse. Pour les obtenir, il faut faire un nombre considérable de préparations, et les examiner successivement, jusqu'à ce que l'on rencontre dans l'une d'elles le résultat désiré.

Le durcissement du muscle est obtenu de la façon suivante : Après avoir pratiqué, dans les masses musculaires

de la cuisse du lézard par exemple, une injection interstitielle d'acide osmique, on les enlève et on les plonge dans l'alcool, pour durcir les faisceaux qui n'ont pas été fixés suffisamment. Après une ou deux heures, la pièce est placée dans une solution sirupeuse de gomme arabique. Au bout de vingt-quatre heures, elle en est retirée et plongée dans l'alcool fort.

Comme il est indispensable que les coupes soient extrêmement minces, elles doivent être faites à main levée (voyez pour les procédés d'inclusion et pour la manière de faire les coupes, t. I, p. 77). Une fois dégagées, il ne faut pas les faire flotter dans l'eau, parce qu'elles s'y désagrégeraient. Elles sont recueillies directement sur la lame de verre, et la gomme qu'elles contiennent est enlevée par un courant d'eau phéniquée que l'on fait passer sous la lamelle couvre-objet. La coloration au picrocarminate et le lavage subséquent doivent également être pratiqués sous la lamelle; on évite de la sorte le déplacement des faisceaux les uns par rapport aux autres. Enfin on conserve la préparation dans de la glycérine additionnée d'acide formique. Ce dernier réactif produit dans la substance musculaire un léger gonflement qui est favorable à l'examen.

Dans ces préparations, les faisceaux ne se montrent pas tous sectionnés dans une direction convenable. Les uns sont atteints obliquement, d'autres perpendiculairement à leur axe; ce sont ces derniers que l'on choisira pour y rechercher l'entrée d'un tube nerveux.

J'ai disposé sous un de ces microscopes une préparation sur laquelle vous observerez cette disposition.

Dans l'intérieur du faisceau, vous reconnaîtrez à leur coloration rouge les noyaux musculaires. Une portion du faisceau, distincte du reste par son aspect et sa coloration, correspond à l'éminence terminale; le sarcolemme la recouvre

comme s'il ne formait qu'un avec l'expansion de la membrane de Henle. Entre la substance granuleuse de l'éminence et la substance musculaire, on ne reconnaît aucune bordure claire interposée qui pourrait correspondre à une membrane. Dans l'éminence elle-même, on remarque les diverses espèces de noyaux que nous avons appris à connaître; à sa partie profonde, les noyaux fondamentaux, beaucoup plus gros que les noyaux musculaires, et présentant un aspect tout différent; plus près du bord, des corps grisâtres non colorés qui sont des sections plus ou moins obliques des branches de l'arborisation terminale et entre lesquels on distingue les noyaux rouges et petits de cette arborisation; enfin, immédiatement au-dessous de la membrane d'enveloppe, les noyaux vaginaux aplatis.

L'observation de cette coupe transversale démontre d'une façon absolue que le siége de l'éminence nerveuse est au-dessous du sarcolemme.

QUARANTIÈME LEÇON

(17 MAI 1877)

Terminaison des nerfs dans les muscles striés.

Procédé pour observer nettement les noyaux de l'éminence. — Muscles costo-peauciers de la couleuvre traités successivement par l'alcool, le picrocarminate et l'acide acétique.

Fuseaux musculaires découverts par Kühne chez la couleuvre. — Gaînes plus ou moins nombreuses qui les enveloppent et qui sont revêtues de cellules endothéliales. — Intérêt de ce fait pour l'observation du tube nerveux qui se rend à ce fuseau.

Étude des terminaisons nerveuses motrices sans addition d'aucun réactif. — Manière de faire les préparations. — Résultats : Arborisation délicate dont les branches deviennent obscures quand on éloigne l'objectif. — Noyaux de l'arborisation. — Impossibilité de distinguer les noyaux fondamentaux. — Critique des figures que les auteurs ont données des éminences terminales observées à l'état frais.

Préparations faites au moyen de l'alcool au tiers. — Avantages de ce réactif: — L'arborisation nerveuse se dessine admirablement. — Les noyaux fondamentaux apparaissent avec leurs gros nucléoles. — Les rameaux de l'arborisation ne sont pas nécessairement anastomosés. — Les noyaux fondamentaux ne se trouvent jamais au-dessous des branches nerveuses. — Il n'y a pas une semelle continue de substance granuleuse; cette dernière entoure seulement les arborisations.

La comparaison des terminaisons nerveuses dans les muscles avec les terminaisons nerveuses dans l'organe électrique n'est pas fondée. — Différences dans la forme de l'arborisation, qui, dans les muscles observés après l'action de l'alcool au tiers, possède un liséré clair. — Différence dans la disposition des noyaux. — Différence dans l'action du curare sur les nerfs musculaires et sur les nerfs électriques.

Le curare ne modifie ni la forme ni l'aspect de l'éminence nerveuse.

MESSIEURS,

Nous avons reconnu, grâce à l'emploi des matières colorantes après l'action de l'acide osmique, trois espèces de

noyaux dans les éminences nerveuses des muscles du lézard : les noyaux vaginaux, les noyaux fondamentaux et les noyaux de l'arborisation.

L'observation de ces noyaux est plus facile au moyen de la méthode que je vais vous indiquer maintenant, et pour l'application de laquelle la couleuvre à collier doit être préférée aux autres reptiles. Après avoir ouvert la cavité viscérale de cet animal, on le plonge dans l'alcool fort, où on le laisse séjourner deux ou trois jours jusqu'à ce que les muscles soient fixés. On peut alors reconnaître nettement leur disposition et prendre ceux qui sont dans les meilleures conditions pour l'examen. Je vous conseille de choisir à cet effet les petits muscles qui s'insèrent d'une part aux côtes et de l'autre à la peau ; ces muscles, que l'on pourrait appeler costo-peauciers, sont rendus beaucoup plus faciles à observer et à enlever par l'action de l'alcool, qui les a fixés dans leur forme et leur a donné une certaine opacité. Après avoir détaché un de ces muscles à ses deux extrémités avec des ciseaux et l'avoir fait flotter dans l'eau pendant quelques minutes, on le place dans un verre de montre avec deux centimètres cubes d'une solution de picrocarminate au centième pendant une demi-heure; au bout de ce temps, la coloration est suffisante; le muscle est lavé à l'eau et exposé sur la lame de verre à l'action de l'acide acétique au quart ou de l'acide formique au quart. Si l'on fait usage de l'acide acétique, l'action se produit immédiatement ; les faisceaux musculaires se gonflent, les fibres nerveuses elles-mêmes subissent un léger gonflement et la préparation devient transparente. L'acide formique détermine des modifications analogues, mais plus lentement et avec plus de régularité.

A l'aide d'un faible grossissement, on suit le trajet des nerfs de manière à déterminer les points où se trouvent les éminences terminales. En examinant alors ces éminences à

un grossissement plus considérable (voy. Pl. VII, fig. 5), on remarque, lorsqu'elles se présentent de face ou de trois quarts, que le tube nerveux afférent semble se perdre entre les noyaux dont elles sont parsemées. Ces noyaux sont de deux espèces parfaitement distinctes : les uns petits, granuleux, irréguliers, colorés fortement par le carmin, ce sont les noyaux de l'arborisation et les noyaux vaginaux; les autres plus grands, possédant un double contour, incolores ou peu colorés, et contenant un ou deux nucléoles volumineux, ce sont les noyaux fondamentaux, que la présence de ces gros nucléoles brillants caractérise absolument.

Sur les vues de profil, les noyaux vaginaux se montrent appliqués contre la calotte formée par l'expansion de la gaîne de Henle, tandis que les noyaux fondamentaux sont situés plus profondément.

Quelquefois enfin, et j'ai placé sous un de ces microscopes une préparation où vous observerez cette disposition, les noyaux fondamentaux sont rangés en couronne à la périphérie de l'éminence.

Ne quittons pas les muscles peauciers de la couleuvre sans nous occuper d'un élément musculaire intéressant, qui se trouve mêlé en proportions variables aux faisceaux ordinaires.

Cet élément a été découvert par Kühne, qui l'a décrit et figuré et lui a donné le nom de fuseau musculaire (*Muskelspindel*). Ce nom ne convient pas très-bien, attendu que le faisceau musculaire auquel il s'applique est cylindrique comme les autres, et n'en diffère que parce qu'il est plus petit et entouré de gaînes spéciales au point d'arrivée du nerf.

D'après Kühne, il n'y aurait généralement qu'un seul

fuseau musculaire dans chacun des muscles peauciers de la couleuvre. Ce fuseau serait caractérisé par l'existence de nombreuses gaînes emboîtées en forme de sacs, avec lesquelles viendrait se confondre la gaîne du tube nerveux afférent, tandis que ce tube nerveux lui-même se perdrait dans la portion médiane du fuseau, dépourvue de striation transversale. Cette portion, intercalée au milieu du fuseau parfaitement strié dans le reste de son étendue, serait granuleuse, brillante et contiendrait un assez grand nombre de noyaux.

Kühne n'a pas fait un travail spécial sur les fuseaux musculaires; il les a signalés seulement en passant dans l'un de ses mémoires sur la terminaison des nerfs dans les muscles[1]. C'est ce qui explique comment l'attention ne s'est pas portée davantage sur ces éléments, dont l'étude présente cependant un certain intérêt. En effet, s'ils possèdent, comme le fait supposer la description de Kühne, un sarcolemme plus ou moins dédoublé et flottant au niveau où les tubes nerveux les pénètrent, il nous sera facile de reconnaître les rapports des diverses gaînes du nerf et du muscle. Nous pourrons alors déterminer si c'est la gaîne de Henle seulement qui s'unit au sarcolemme ou si la membrane de Schwann participe à cette union, et observer ainsi directement des détails de structure, sur quelques-uns desquels nous avons été obligés jusqu'à présent de nous former une opinion par induction.

Je vous dirai d'abord que ces éléments particuliers, que je continuerai à appeler avec Kühne fuseaux musculaires, ne sont pas spéciaux à la couleuvre. Kühne lui-même dit qu'il les a retrouvés chez le rat, la souris, le lézard et le lapin; mais chez les autres animaux ils ne sont pas aussi

[1] Kühne. *Ueber die Endigung der Nerven in den Nervenhügeln der Muskeln.* Arch. de Virchow, t. XXX, p. 205.

constants et pas aussi fixes dans leur situation que chez la couleuvre; aussi est-ce chez cette dernière que je vous conseille de les étudier.

Vous les distinguerez sur les muscles vivants examinés dans leur propre plasma; c'est ainsi que les a observés Kühne. Vous pourrez aussi, après avoir fixé les muscles par l'acide osmique, les colorer tout entiers et les examiner ensuite dans la glycérine additionnée d'acide formique. Je n'insiste pas sur les méthodes à suivre, que vous connaissez suffisamment maintenant dans leur application et dans leurs effets.

Quelle que soit la méthode employée, vous constaterez, au niveau du point où entre le nerf, l'existence de plusieurs gaînes superposées qui, dans leur ensemble, constituent une enveloppe rappelant celle des corps de Pacini. Au delà et en deçà du point renflé, ces différentes gaînes se rejoignent et semblent se souder pour former une gaîne unique; mais, au niveau de l'entrée du nerf, là où elles sont bien séparées l'une de l'autre, on reconnaît que chacune d'elles possède des noyaux qui tapissent sa face superficielle et sa face profonde. Ce dernier détail s'observe nettement lorsque, avant ou après la dissociation, on a pratiqué la coloration au carmin et que la préparation est conservée dans l'acide formique. Ces gaînes présentent entre elles des anastomoses qui rappellent celles des lames de la gaîne lamelleuse des nerfs (voy. t. I, p. 212).

Le tube nerveux qui arrive au fuseau musculaire semble abandonner sa gaîne de Henle à la première gaîne du muscle et perforer successivement les autres. Il n'en est pas tout à fait ainsi, et en réalité la gaîne de Henle se dédouble pour se fusionner avec les diverses gaînes du fuseau.

Après avoir pénétré dans la première de ces gaînes, le tube nerveux continue son trajet, ou bien il se divise en deux tubes

secondaires. Le sort de ces derniers tubes est variable; quelquefois l'un d'entre eux vient s'appliquer immédiatement à la surface du faisceau musculaire et s'y perd, tandis que l'autre, sur lequel on distingue les étranglements annulaires caractéristiques et qui possède par conséquent une membrane de Schwann, demeure entre deux gaînes et y parcourt un trajet plus ou moins long, tantôt en ligne droite, tantôt s'enroulant en spirale autour du faisceau musculaire. D'autres fois, les deux tubes nerveux arrivent de suite au faisceau. Dans d'autres cas encore, le tube nerveux afférent se divise en trois branches, comme dans la préparation que je mets sous vos yeux.

Supposons un cas simple, celui où, après avoir perforé les gaînes, le tube nerveux va, directement et sans se diviser, se terminer sur la substance musculaire. A ce niveau, il existe une petite éminence qui parfois ne possède pas de noyau. Dans l'intérieur du faisceau musculaire se remarque la série de noyaux observés par Kühne, et qui sont plongés dans une substance granuleuse dépourvue de striation. D'après Kühne, il n'y aurait qu'un seul tube nerveux arrivant à chacun de ces fuseaux musculaires; nous avons observé à plusieurs reprises l'union de deux tubes nerveux avec le même fuseau (voy. Pl. VII, fig. 7).

Chez le lézard, on rencontre des fuseaux musculaires analogues à ceux que je viens de décrire. Seulement, au point où le tube nerveux s'y termine, la striation n'est pas interrompue.

Nous devons nous demander quelle est la signification physiologique ou morphologique de ces éléments. Leur constitution porte à penser qu'ils sont musculaires, mais nous ne pouvons pas affirmer qu'ils se contractent, puisque nous n'avons pas observé directement cette contraction. Sont-ils des faisceaux musculaires en voie de développement, comme

le suppose Kühne, ou au contraire des faisceaux en voie d'atrophie?

Leur minceur relative conduit naturellement à faire ces hypothèses, mais rien ne vient les confirmer. Nous connaissons aujourd'hui dans toutes ses phases le développement des faisceaux musculaires et nous savons qu'au début, bien loin de posséder plusieurs gaînes, ils sont au contraire dépourvus de toute membrane d'enveloppe. D'autre part, les fuseaux ne présentent aucun signe auquel on puisse reconnaître de l'atrophie. L'existence des gaînes multiples que je viens de décrire en fait des éléments absolument spéciaux. Ces gaînes ne sont pas semblables, en effet, au sarcolemme ou à la membrane de Schwann; elles sont constituées par des lames doublées d'endothélium et présentent une certaine analogie avec les lamelles de la gaîne lamelleuse des nerfs.

Quant au nombre de ces éléments, je ne suis pas d'accord avec Kühne. D'après lui, il y aurait le plus généralement un seul de ces fuseaux dans chacun des petits muscles peauciers de la couleuvre; j'ai, au contraire, rencontré quelques-uns de ces muscles qui en contenaient deux ou trois, et d'autres où il ne s'en trouvait pas du tout. Ils ne sont donc pas nécessaires au fonctionnement de ces muscles.

En résumé, vous voyez que nous ne disposons pas d'observations suffisantes pour résoudre ces diverses questions. Mais ce qui nous intéresse au point de vue spécial auquel nous sommes placés, c'est le passage du tube nerveux à travers ces nombreuses gaînes. Il est facile de constater que la gaîne de Henle se confond avec les gaînes secondaires les plus externes du fuseau. Au delà de ce niveau, le tube nerveux n'est donc plus entouré que de sa gaîne de Schwann; d'autre part, le fuseau musculaire, au-dessous de ses

gaînes multiples, est encore revêtu de son sarcolemme. Le fuseau musculaire constituerait donc un objet très-avantageux pour déterminer s'il y a fusion entre la gaîne de Schwann et le sarcolemme.

Je passe à la partie de cette étude que j'avais réservée jusqu'ici : l'examen des terminaisons nerveuses à l'état frais sans addition d'aucun réactif. Pour aborder cet examen, il faut avoir disposé d'avance à portée de la main des ciseaux fins, des pinces, des aiguilles, des lames et des lamelles de verre bien nettoyées. On enlève au moyen des ciseaux de petites portions de muscles en pratiquant les sections dans le sens des faisceaux; on les dispose sur la lame de verre et on les y étale au moyen des aiguilles en les étendant modérément; pendant cette opération, on humecte le tissu au moyen de l'haleine, pour éviter la dessiccation; puis on place la lamelle, sur laquelle on exerce une très-légère compression. L'espace entre les deux lames de verre est comblé par le plasma musculaire, et les quelques bulles d'air qui restent ne gênent pas l'observation. On applique alors une bordure à la paraffine pour retarder l'évaporation.

Cela fait, on recherche, au moyen d'un faible grossissement (150 diamètres), s'il se trouve des nerfs dans la préparation; on les reconnaît facilement à leur double contour, et on les suit du côté de leur terminaison pour voir comment celle-ci se présente. Il faut, en effet, pour que l'on puisse en faire un examen convenable, qu'elle soit située sur un plan superficiel, et qu'elle se montre de face à la partie supérieure du faisceau auquel elle se rend.

Lorsque l'on a trouvé des points où ces conditions sont

réalisées, on les examine à un grossissement de 400 à 1000 diamètres.

Employons d'abord un grossissement de 400 à 500 diamètres et observons un point où la fibre nerveuse se termine à la face supérieure d'un faisceau situé immédiatement au-dessous de la lamelle. Nous verrons la fibre nerveuse à myéline se terminer par une extrémité unique, ou bien se diviser en deux fibres formées chacune d'un segment interannulaire, ou enfin ces deux fibres se diviser à leur tour, de manière à présenter à la surface du faisceau quatre fibres à myéline. Ces fibres sont nettement visibles, grâce au double contour de leur gaîne médullaire.

A l'extrémité des tubes nerveux à myéline, lorsque la préparation est bien nette et que les faisceaux musculaires sont bien tendus, on distingue, comme dans un brouillard, une arborisation dont les branches sont très-fines et possèdent le caractère particulier de devenir obscures quand on éloigne l'objectif. En outre, on aperçoit des noyaux qui, en général, sont placés tout à fait au voisinage des branches de l'arborisation, soit sur leurs côtés, soit sur leur surface elle-même. Les autres noyaux sont les noyaux vaginaux; ils sont granuleux et irréguliers.

Quant aux noyaux fondamentaux, dont nous connaissons actuellement bien les caractères (grande taille et nucléoles volumineux), on n'en voit pas trace sur ces préparations. J'ai répété bien souvent l'observation et, même en employant les meilleurs objectifs et les plus forts grossissements, je n'ai jamais pu distinguer autre chose sur le muscle frais qu'une arborisation faiblement marquée dont les branches portent des noyaux granuleux.

Aussi suis-je fortement tenté de croire que les figures dans lesquelles Kühne représente les éminences nerveuses du lézard, et où tous les détails de l'arborisation sont si

nettement délimités, où tous les noyaux sont parfaitement distincts (voy. Manuel de Stricker, p. 159, fig. 56, *b* et *c*), n'ont pas été exécutées comme il le dit, d'après le tissu vivant examiné sans addition d'aucun réactif. Ce qui me confirme dans cette opinion, c'est que ni Kühne ni aucun autre auteur n'ont indiqué ce caractère spécial de l'arborisation observée à l'état vivant, à savoir qu'elle devient obscure quand on éloigne l'objectif.

Ce caractère est important; il montre que les branches de cette arborisation ont un indice de réfraction inférieur à celui de la substance dans laquelle elles sont plongées. Quant aux noyaux de l'arborisation, ils deviennent brillants quand on éloigne l'objectif, ce qui indique qu'ils possèdent un indice de réfraction supérieur. Les noyaux fondamentaux, au contraire, ne se voient pas, parce qu'ils sont très-minces et que leur indice de réfraction ne s'éloigne pas assez de celui du milieu où ils sont placés.

Lorsque l'on attend que le muscle meure, on voit se former, au niveau des extrémités des ramifications nerveuses, comme Kühne l'a signalé, des boules qui semblent provenir d'une sorte de décomposition cadavérique. Cette altération se produit généralement au bout de deux ou trois heures, mais on ne l'observe pas d'une manière constante. Les boules qui se forment ainsi ont une faible réfringence; elles deviennent obscures quand on éloigne l'objectif. Après cinq à six heures, certaines d'entre elles se décomposent en boules plus petites, et finalement en granulations très-fines. Ce processus reste toujours limité; jamais il ne s'étend à l'arborisation tout entière.

Les préparations d'éminences nerveuses faites sans aucun réactif ne se conservant pas, j'ai cherché à les fixer, et j'ai essayé à cet effet un grand nombre de réactifs. Je ne vous

en donnerai pas la liste; je me contenterai de vous indiquer celui qui m'a donné les meilleurs résultats : l'alcool au tiers (une partie d'alcool à 36° pour deux parties d'eau). Aucun réactif, sans en excepter le nitrate d'argent et le chlorure d'or, ne montre aussi nettement les détails de l'arborisation.

Avant de vous les décrire, je dois vous donner quelques indications sur la méthode à suivre. Lorsque, sur une préparation faite sans addition d'aucun réactif (et il vaut mieux choisir pour cela le lézard vert, où l'arborisation est bien étalée en surface), on a obtenu une ou plusieurs éminences se présentant au premier plan, de face ou de trois quarts, et que, avec un objectif donnant de 500 à 800 diamètres, on a distingué l'arborisation terminale vague, obscure quand on éloigne l'objectif, on ajoute sur le bord de la lamelle une ou deux gouttes d'alcool au tiers.

A mesure que l'alcool pénètre, les portions du muscle au contact desquelles il arrive prennent une certaine opacité. Il faut attendre quelques minutes, jusqu'à ce qu'il ait exercé son action sur les parties que l'on observe; au moment où il atteint l'éminence, on voit l'arborisation devenir plus distincte; les branches semblent acquérir un diamètre plus considérable et leurs contours prennent de la fermeté. Les extrémités des ramifications qui n'étaient qu'imparfaitement indiquées sont bientôt aussi marquées que les rameaux principaux. Au bout d'une demi-heure à une heure, toutes les branches de l'arborisation sont dessinées avec la plus grande netteté.

En même temps il se manifeste une autre modification du plus grand intérêt. Il apparaît successivement entre les branches nerveuses une série de points brillants. Ce sont les nucléoles des noyaux fondamentaux. Bientôt ils se dessinent tous, et ensuite on voit apparaître autour de chacun d'eux

le contour vague d'abord, puis de plus en plus marqué du noyau. Au bout d'une ou deux heures seulement, ce noyau se montre avec toute sa netteté; il est alors clair, muni de son nucléole très-brillant et limité par un double contour. Tous ces caractères empêchent absolument de le confondre avec les noyaux de l'arborisation, qui restent granuleux, plus

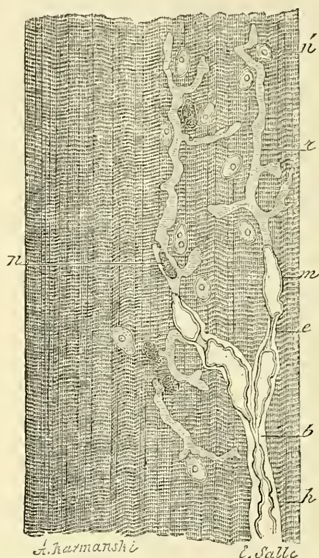


Fig. 11. — Éminence nerveuse et arborisation terminale des muscles spinaux du lézard vert, observées après l'action de l'alcool au tiers. — *h*, gaîne de Henle du tube nerveux; *b*, bifurcation de ce tube *e*, étranglement annulaire; *m*, dernier segment interannulaire très-court, possédant de la myéline; *r*, ramifications terminales de l'arborisation; *n*, noyaux de l'arborisation; *n'* noyaux fondamentaux.

ou moins irréguliers, et au milieu desquels il est généralement difficile de distinguer un nucléole bien caractérisé.

Les figures 1 et 2 de la planche VIII représentent la même arborisation terminale chez le lézard vert, examinée à un très-fort grossissement. L'une (fig. 1) représente l'arborisation et ses noyaux tels qu'on les voyait sur les muscles vivants sans addition d'aucun réactif; l'autre (fig. 2)

représente la même arborisation après l'action de l'alcool au tiers.

Il nous reste à étudier l'arborisation elle-même et ses rapports avec les noyaux. Nous nous servirons à cet effet des vues de face et des vues de profil. Le premier point en discussion est de savoir si les branches de l'arborisation terminale s'anastomosent les unes avec les autres. Kühne a décrit des anastomoses de ce genre; mais, dans les figures que je vous montre ici et qui accompagnent un de ses mémoires sur la terminaison des nerfs dans les muscles[1], il vous sera difficile de distinguer si réellement il en existe. Les contours des rameaux sont, il est vrai, très-nets, mais ils sont arrêtés de telle façon qu'ils ne dessinent pas de figures régulières. Dans le travail qu'il a fait pour le Manuel de Stricker, Kühne figure au contraire nettement des anastomoses[2].

Chez le lézard vert, que Kühne a choisi pour objet d'étude, je n'ai jamais observé d'anastomoses. On conçoit à la vérité qu'il puisse en exister, mais il faut remarquer que, les branches passant quelquefois les unes au-dessous des autres, on peut facilement, quand elles ne sont pas bien marquées, prendre pour des anastomoses de simples entrecroisements.

Sur les préparations faites avec l'alcool au tiers, les noyaux fondamentaux se distinguent très-nettement. Nous devons maintenant nous demander où ils sont situés, si c'est au-dessus, au-dessous ou à côté des branches de l'arborisation. Je vous dirai d'abord que j'ai vu quelquefois ces noyaux situés au-dessous d'autres noyaux, mais jamais ils ne se trouvent au-dessous des branches nerveuses elles-mêmes; ils semblent placés dans les intervalles qui les séparent. Ce fait a de l'importance au point de vue du rapport

[1] *Arch. de Virchow*, t. XXX, pl. IX.
[2] Kühne. *Nerf-und Muskelfaser*, Manuel de Stricker, p. 159, fig. 36 *b* et *c*.

des ramifications nerveuses terminales avec la substance contractile.

Sur des vues de profil, on peut reconnaître sans difficulté que les noyaux fondamentaux sont disposés entre les branches nerveuses et que les uns et les autres sont plongés dans une substance granuleuse, à laquelle il convient de donner le nom de substance fondamentale. Souvent les noyaux fondamentaux et la substance granuleuse qui les entoure dépassent les dernières branches de l'arborisation.

Au-dessous de l'éminence terminale, la substance musculaire se limite par une ligne nette et droite. Jamais je n'ai pu y reconnaître les saillies et les dépressions en escalier que Kühne[1] y a figurées dans sa coupe optique schématique; jamais je n'ai rien vu qui me fît penser que la substance musculaire était pour ainsi dire dépavée d'une certaine quantité de *sarcous elements*, de manière à recevoir dans les creux ainsi formés les saillies de la semelle de la plaque.

En résumé, la terminaison du nerf dans le muscle strié n'est pas constituée par une plaque doublée d'une semelle. L'arborisation nerveuse telle que je vous l'ai décrite ne doit pas, en effet, porter le nom de plaque. De plus, il n'existe pas une couche continue de substance granuleuse revêtant la substance striée dans toute l'étendue de l'éminence et sur la surface externe de laquelle serait appliquée l'arborisation. En réalité, les branches nerveuses sont plongées chacune dans une atmosphère de substance granuleuse, et certaines de leurs parties, notamment leurs extrémités, sont en contact presque immédiat avec la substance striée.

Je dois vous parler maintenant, à propos de ces terminaisons et de la substance granuleuse qui les entoure, d'une

[1] *Arch. de Virchow*, t, XXX, pl. IX, fig. 6.

hypothèse de Franz Boll. Cet histologiste distingué, reprenant la comparaison des terminaisons des nerfs dans les muscles avec celles des nerfs dans l'organe électrique, où il venait d'observer la ponctuation dont nous avons parlé (p. 105), a supposé qu'il devait exister une disposition analogue dans l'éminence nerveuse. Suivant sa manière de voir, l'aspect granuleux de la semelle de la plaque serait précisément dû à cette fine ponctuation. En présence de cette opinion je devais examiner très-attentivement l'éminence terminale pour voir si j'y reconnaîtrais quelque chose de semblable. C'est ce que j'ai fait, et je puis vous dire que ni dans les muscles à l'état vivant, ni après l'action de l'acide osmique, ni après celle de l'alcool au tiers, je n'ai jamais rien observé qui ressemblât à la ponctuation et aux cils terminaux des lames électriques.

Cette comparaison, que l'on fait d'habitude entre les lames électriques et les prétendues plaques motrices, ne repose plus aujourd'hui que sur quelques analogies dans la forme de l'arborisation nerveuse terminale dans les unes et dans les autres. En réalité, ces terminaisons sont loin d'être semblables. Ainsi, l'arborisation de l'organe électrique est plus réfringente que le milieu qui l'entoure, puisqu'elle devient brillante et homogène quand on éloigne l'objectif (voy. p. 155); l'arborisation terminale du nerf dans le muscle est au contraire moins réfringente que son milieu. Cela pourrait tenir, il est vrai, à ce que ce milieu aurait un indice de réfraction supérieur à celui de la lame électrique, et par conséquent il ne suivrait pas nécessairement de là que les deux arborisations diffèrent de pouvoir réfringent. Mais voici une autre observation qui accentue la différence que je viens de signaler. Lorsque, sous l'influence de l'alcool au tiers, l'arborisation de l'éminence motrice est devenue très-nette, on aperçoit en éloignant l'ob-

jectif, et au moment où ses branches deviennent obscures, un contour clair qui les borde (Voy. fig. 11, p. 322). Cela semble indiquer que ces branches sont constituées par deux substances : l'une centrale peu réfringente, l'autre périphérique d'un indice de réfraction plus élevé. Rien de pareil ne s'observe sur les ramifications nerveuses des lames électriques de la torpille. De plus, sur les branches de l'une et de l'autre arborisation nerveuse, il existe des noyaux; mais, dans l'organe électrique de la torpille, ils disparaissent avec la gaîne secondaire, tandis que, dans l'éminence motrice, ils semblent au contraire appartenir aux dernières ramifications.

Quant à voir dans la semelle de la plaque quelque chose d'analogue à la couche intermédiaire et à la lamelle dorsale de la lame électrique, il n'y a pas à y songer, puisqu'il n'existe pas dans l'éminence terminale des faisceaux musculaires une lame proprement dite, mais seulement une substance granuleuse dans laquelle les branches de l'arborisation sont plongées.

Du reste, les résultats des expériences faites sur la torpille avec le curare (p. 194) devraient suffire à faire abandonner cette comparaison. En effet, comme ce poison donné à dose suffisante paralyse absolument les nerfs moteurs musculaires en laissant intacts les nerfs électriques, il dénote par là même entre ces nerfs une différence si grande qu'il n'y a plus lieu de chercher à comparer minutieusement leurs appareils terminaux.

Je dois ajouter quelques mots au sujet du mode d'action du curare. Il s'est répandu l'opinion que cette substance toxique n'agit ni sur les nerfs, ni sur les muscles, mais exclusivement sur les terminaisons motrices. Certains histologistes, se fondant sur ces données, ont même soutenu que les plaques motrices se voient plus nettement chez les ani-

maux curarisés. J'ai soumis cette assertion au contrôle de l'expérience. Sur un lézard non curarisé, j'ai enlevé des fragments de muscles et j'en ai examiné les éminences nerveuses à l'état frais. Puis j'ai empoisonné l'animal avec un demi-centimètre cube d'une solution de curare à 1 pour 100. Au bout d'un quart d'heure, il était complétement immobile. J'ai alors fait, suivant le même procédé, de nouvelles préparations de ses muscles, pour en examiner les terminaisons motrices. Je n'ai pu découvrir aucune différence entre ces dernières préparations et les premières; je les ai ensuite traitées les unes et les autres par l'alcool au tiers, et je les ai trouvées également tout à fait semblables.

Je ne veux pas conclure de là qu'il ne se produise aucun changement dans la structure de l'éminence terminale sous l'influence du curare. Tout ce que je veux soutenir, c'est que, s'il se produit une modification quelconque, elle n'est pas accessible aux moyens d'investigation que nous possédons aujourd'hui.

QUARANTE ET UNIÈME LEÇON

(22 MAI 1877)

Terminaison des nerfs dans les muscles striés

Terminaison chez les mammifères. — Étude de cette terminaison chez le lapin. — Choix du muscle. — Procédés. — L'éminence est moins grande que chez le lézard ; les différentes parties y sont ramassées et se recouvrent souvent les unes les autres.

Terminaison chez la grenouille. — État de la science sur ce point. Questions en discussion. — Définition des différentes parties du buisson de Kühne. — Distinction d'une branche mère et de branches filles à myéline et sans myéline. — Toutes les branches à myéline sont-elles en dehors du sarcolemme ?

Application à la grenouille des méthodes décrites dans les précédentes leçons. Emploi du nitrate d'argent. — Choix du muscle. — Nécessité de recueillir les faisceaux musculaires au moyen des ciseaux au lieu de les arracher avec la pince. — Imprégnation du muscle peaucier thoracique. — Résultats : Le buisson terminal de Kühne est réservé en blanc. Son existence est prouvée, mais son siége n'est pas déterminé, et il n'est pas démontré que ses branches soient les dernières terminaisons.

Emploi du chlorure d'or. — Méthode de Loewit. — Résultat : Tout le buisson de Kühne est coloré en violet foncé ; ses branches sont amincies également sur toute leur longueur. Les noyaux n'apparaissent pas. — Le réseau de Gerlach n'existe pas.

Emploi de l'acide osmique. — Inconvénient du procédé qui consiste à dissocier par arrachement. Faisceaux musculaires dont les tubes nerveux ont été enlevés plus ou moins incomplétement. — Dissociation à l'aide des ciseaux. Buisson terminal visible jusqu'à la terminaison de la gaîne médullaire ; facilité de se convaincre sur les vues de face et de profil que tous les tubes nerveux qui possèdent de la myéline sont en dehors du sarcolemme.

Méthode pour reconnaître le siége et le nombre des noyaux : Injection d'un mélange d'acide osmique et d'alcool, et traitement subséquent par l'acide acétique. — Résultats : Les rameaux nerveux à myéline sont bien colorés. — Distinction des noyaux musculaires et des noyaux des tiges terminales.

Coupes transversales. — Elles doivent être faites sur le couturier. — Résultats : Jamais il n'y a de fibres nerveuses à myéline sous le sarcolemme.

Observation à l'état vivant sans réactif. — Tiges terminales situées à l'extrémité du buisson myélinique. — Noyaux à cheval sur ces tiges.

Action de l'alcool au tiers. — Il ne révèle pas l'existence de noyaux fondamentaux.

Résumé général. — Comparaison de la terminaison nerveuse chez l'insecte, le lézard, la grenouille. — Différences que présentent ces terminaisons. — Leur caractère essentiel : Division du cylindre-axe pour atteindre le faisceau musculaire sur un grand nombre de points.

Théories de l'action du nerf sur le muscle. — Théorie de la plaque ou théorie électrique. — Théorie chimique. — L'observation histologique ne révèle aucun fait à l'appui de l'une ou de l'autre de ces théories.

Modifications des éminences terminales à la suite de la section des nerfs. — Dégénération beaucoup plus rapide des tubes nerveux à leur extrémité que dans le tronc du segment périphérique. — Hypertrophie et multiplication des noyaux de l'éminence.

Messieurs,

L'étude que nous avons faite jusqu'ici de la terminaison des nerfs dans les muscles a porté presque uniquement sur le lézard. Nous arriverons à des résultats à peu près analogues en étendant nos recherches aux mammifères.

Prenons par exemple un muscle quelconque du lapin et détachons-en un petit fragment à l'endroit où nous voyons un filet nerveux se ramifier dans la masse musculaire ; nous y trouverons généralement des parties où il sera possible de reconnaître, à l'examen microscopique, la terminaison des tubes nerveux sur les faisceaux primitifs.

Pour arriver plus facilement à ce résultat, il est avantageux de choisir des muscles dont les fibres sont très-courtes ; en effet, comme chaque faisceau primitif reçoit un tube nerveux, et qu'il n'en reçoit généralement qu'un seul, plus les faisceaux sont courts et plus on a de chance d'y rencontrer des terminaisons nerveuses. Pour faire ces préparations, je vous recommande tout spécialement le triceps sural. Si, après avoir coupé le tendon d'Achille, vous relevez les jumeaux et le soléaire, vous remarquerez que le soléaire, qui est un muscle rouge, a un point d'insertion supérieur dis-

tinct de celui des jumeaux. Ayant ensuite enlevé ou écarté ce muscle, vous apercevrez entre les deux jumeaux une lame tendineuse à laquelle viennent s'attacher des faisceaux musculaires courts, disposés comme les barbes d'une plume. C'est là que vous trouverez des faisceaux primitifs dans les meilleures conditions pour l'étude des terminaisons nerveuses.

Vous emploierez à cet effet les diverses méthodes que je vous ai indiquées. Celle à laquelle vous donnerez la préférence est l'observation des muscles vivants dans leur propre plasma.

Vous traiterez ensuite par l'alcool au tiers les muscles sur lesquels vous aurez examiné à l'état vivant l'arborisation terminale, et vous verrez s'y produire des modifications semblables à celles qui surviennent dans les éminences nerveuses du lézard sous l'influence du même réactif. Les branches de l'arborisation apparaîtront avec plus de netteté, et vous pourrez reconnaître les différentes sortes de noyaux de l'éminence terminale.

Chez le lapin, cette éminence occupe une surface beaucoup moins considérable que chez le lézard. Il en résulte que les branches de l'arborisation terminale et les noyaux qui les entourent sont resserrés dans un espace étroit et comme tassés les uns contre les autres; il est dès lors difficile de distinguer l'arborisation dans toute son étendue, d'en suivre les branches dans leur trajet, et de reconnaître les noyaux qui appartiennent à chacune d'elles et les noyaux fondamentaux. Cependant, malgré que ces différents éléments soient difficiles à apprécier et qu'il faille un certain effort pour bien se rendre compte de leurs rapports, on n'en constate pas moins que l'éminence terminale a une disposition fondamentale analogue à celle du lézard.

En revanche, sur des muscles du lapin traités par la méthode de Loewit, les différentes branches de l'arborisation sont très-distinctes et par conséquent faciles à suivre. Lorsque le tube nerveux à myéline se divise à son arrivée sur le faisceau musculaire en deux branches également à myéline, ce qui est un cas fréquent dans les muscles intercostaux et dans les muscles jumeaux du lapin, ces deux branches donnent naissance à des arborisations distinctes, et, grâce à la netteté avec laquelle elles sont dessinées, il est aisé de constater que les rameaux de l'une d'entre elles recouvrent souvent d'une manière plus ou moins complète les rameaux de l'autre.

Je ne m'étendrai pas davantage sur la constitution de l'éminence et sur les noyaux qu'elle présente dans les diverses espèces animales ; on sait par les observations d'un grand nombre d'auteurs que, dans toute la série des vertébrés jusqu'à la grenouille exclusivement, la terminaison des nerfs dans les muscles striés volontaires est construite sur le même type. Ce fait étant acquis, il n'y a pas lieu, au point de vue de l'anatomie générale, auquel nous sommes placés ici, d'aller plus loin dans la recherche des détails.

Occupons-nous maintenant de la terminaison des nerfs dans les muscles de la grenouille. C'est une question difficile, sur laquelle les histologistes ne s'entendent pas encore aujourd'hui.

Rappelons en quelques mots les opinions des auteurs qui s'en sont occupés (voy. p. 244 et 256). Rodolphe Wagner fut le premier, vous vous en souvenez, à contester l'existence des anses terminales et à soutenir que, après s'être divisés et subdivisés, les nerfs viennent aboutir sur les faisceaux musculaires par des extrémités libres. Kühne étendit cette

observation en faisant remarquer qu'un certain nombre de divisions et de subdivisions du nerf passent à travers le sarcolemme pour s'épanouir au-dessous de cette membrane; c'est ce qu'il appelle buisson terminal, et que j'ai désigné sous le nom de buisson de Kühne. Kölliker prétendit au contraire que tout ce buisson est en dehors du sarcolemme, et il défend encore aujourd'hui cette opinion.

De leur côté, Krause et Rouget soutiennent que, chez la grenouille comme chez les autres animaux, les nerfs se terminent dans les muscles par des plaques motrices.

Tel est à peu près aujourd'hui l'état de la science sur cette question. A mon avis, elle n'a pas été posée d'une façon précise, et cela tient à une définition insuffisante.

Il faut prendre pour point de départ de la discussion le buisson terminal de Kühne. Ce buisson ne peut être observé avec tout son développement que dans les gros faisceaux musculaires de la *Rana esculenta*. Prenons par conséquent cette grenouille pour type et analysons la terminaison motrice telle qu'elle se présente dans un faisceau du gastro-cnémien, par exemple. Un tube nerveux, arrivé au voisinage immédiat de ce faisceau, se divise en deux branches; celles-ci se divisent à leur tour, et leur division se poursuit ainsi jusqu'à ce qu'il en résulte des fibres sans myéline qui se terminent par des extrémités mousses. Tel est le fait observé par Kühne, et qu'il est facile de vérifier.

Il s'agit maintenant de savoir si cet ensemble de ramifications est en dehors du sarcolemme, comme le soutient Kölliker, ou bien s'il faut admettre avec Kühne qu'il est en grande partie au-dessous de la gaîne du faisceau primitif.

Si nous appelons branche mère le tube nerveux qui arrive au faisceau musculaire, et branches filles ou branches secondaires les ramifications qui en naissent et qui continuent ensuite à se diviser, il est clair tout d'abord que la

branche mère est en dehors du sarcolemme. Les premières branches filles sont également en dehors de cette membrane, comme il est facile de s'en rendre compte, soit sur des vues de profil où elles font saillie au delà de son contour, soit sur des vues de face où elles sont sur un plan plus rapproché qu'elle de l'œil de l'observateur. Mais, quant aux branches filles qui sont dépourvues de myéline, on ne saurait *à priori* soutenir avec Kölliker qu'elles sont en dehors du sarcolemme.

Avant de chercher à établir quelle est leur véritable situation, examinons la terminaison des nerfs dans les muscles de la grenouille à l'aide des différentes méthodes que nous avons employées pour l'étude des éminences terminales du lézard et des vertébrés supérieurs.

Commençons par la méthode de l'argent. Le muscle qui convient le mieux pour l'appliquer est celui qui a été conseillé par Kühne et choisi par Cohnheim, le muscle gastrocnémien. Ses fibres penniformes, qui viennent s'attacher à une cloison tendineuse centrale, sont assez courtes pour pouvoir être étalées tout entières sur la lame de verre et présenter par conséquent chacune une extrémité nerveuse.

Pour les extraire, Cohnheim a suivi le procédé de Kühne, qui consiste à arracher un à un ou par petits groupes les faisceaux primitifs avec la pince. Il les dissocie dans le sérum du sang de l'animal, et, après les avoir soumis à l'action du nitrate d'argent, il les traite par l'acide acétique, comme je vous l'ai dit à propos des éminences terminales du lézard (voy. p. 284).

Cette méthode doit être un peu modifiée dans le sens que je vous ai indiqué, c'est-à-dire que les faisceaux doivent être détachés du muscle non pas par arrachement, mais au moyen des ciseaux. En effet, lorsque l'on se sert uniquement de la pince, les nerfs sont nécessairement déchirés.

Quelquefois, je le veux bien, ils se rompent au-dessus de la branche mère, laissant celle-ci adhérente à ses branches secondaires fixées au faisceau; mais le plus souvent branche mère et branches secondaires sont enlevées, et le faisceau, examiné avec soin et retourné en tous sens, ne montre pas trace de terminaisons nerveuses.

On peut aussi choisir, à l'exemple de Cohnheim, pour le soumettre à l'action du nitrate d'argent, le peaucier thoracique. Ce muscle doit être imprégné en place et par sa face profonde, parce que les faisceaux musculaires y sont à nu, tandis qu'à la face superficielle ils sont revêtus d'une couche épithéliale qui empêcherait l'action du nitrate d'argent de se produire d'une manière complète. Après avoir fait l'incision en volet à la peau, comme il a été dit plus haut (p. 266), on dégage les deux bords du muscle en le tenant tendu par le moyen du lambeau de peau auquel il adhère, et on laisse tomber goutte à goutte sur sa face profonde une solution de nitrate d'argent à 5 pour 1000. Après avoir été soumis pendant dix à vingt secondes à l'action de ce réactif, le muscle est détaché, placé dans l'eau distillée et exposé à la lumière, si possible directement au soleil, jusqu'à ce qu'il soit devenu brun. Il est alors revenu sur lui-même; mais on le ramène à sa forme primitive par l'action de l'acide acétique à 1 pour 100.

Les plus belles images de terminaisons nerveuses s'obtiennent sur le gastrocnémien de la grenouille verte (*R. esculenta*). Tout le buisson terminal est ménagé en blanc. Le dessin en est très-pur lorsque la branche mère est restée flottante sur le côté du faisceau pendant le traitement à l'argent; en revanche, si, pendant ce traitement, elle s'est trouvée appliquée sur le sarcolemme, l'endroit qu'elle a ainsi protégé se trouve marqué par une bande blanche qui complique ou déforme l'image du buisson.

D'autres fois, cette branche mère revient sur elle-même, comme c'est le cas dans la préparation qui est placée devant vous (fig. 12), et l'endroit qu'elle a recouvert forme une

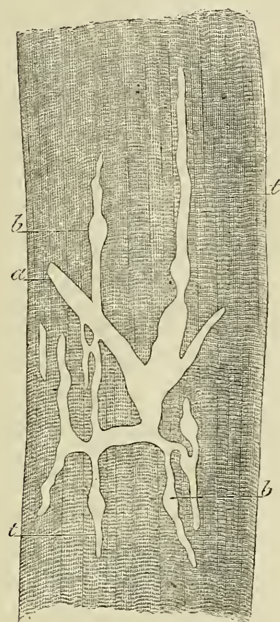


Fig. 12. — Faisceau musculaire du gastrocnémien de la grenouille verte, traité par le nitrate d'argent suivant le procédé de Cohnheim. — *a*, dessin de la branche mère, flottant à la surface externe du sarcolemme; *b*, image des noyaux situés sur les tiges terminales *t*.

tache blanche plus ou moins irrégulière au milieu du buisson de Kühne, bien conservé dans toutes les autres parties.

Je conçois que Kühne, à l'aspect des préparations de Cohnheim qui donnaient un résultat si net, les ait considérées comme parfaitement démonstratives et y ait renvoyé les adversaires de son buisson terminal.

Je reviendrai tout à l'heure sur les conclusions qu'il est possible de tirer de ces images. Auparavant je dois vous

rappeler que Kühne avait signalé à l'extrémité des rameaux de son buisson l'existence de boutons terminaux auxquels il avait attaché une grande importance. Or, lorsque l'on emploie la méthode de Cohnheim, on constate bien l'existence de renflements sur les rameaux réservés en blanc, mais on remarque que ces renflements ne sont pas terminaux et que les branches nerveuses se poursuivent au delà (voy. figure 12). Aussi Kühne a-t-il cessé depuis lors d'insister sur l'importance de ses boutons terminaux, et il a même, dans un travail récent, fait remarquer expressément que son bouton terminal n'est jamais terminal, et qu'il se rencontre toujours au contraire sur le trajet des branches nerveuses[1]. Une analyse plus exacte a permis de reconnaître que les boutons de Kühne sont en réalité des noyaux situés sur les branches nerveuses.

C'est donc à la méthode de Cohnheim que nous devons les résultats les plus intéressants pour la connaissance de la terminaison nerveuse dans les muscles de la grenouille. Néanmoins, comme je vous l'ai déjà fait remarquer en discutant les dessins produits par l'argent sur les éminences terminales du lézard, cette méthode ne saurait servir à établir quelles sont les parties de l'arborisation nerveuse qui sont situées au-dessous du sarcolemme. D'autre part, il n'est pas démontré qu'elle nous révèle les terminaisons ultimes du nerf. Elle nous montre, il est vrai, au delà des premières branches secondaires, des rameaux minces sur lesquels sont situés les noyaux, et auxquels je donnerai, pour éviter toute confusion, le nom de tiges terminales, à cause de leur forme un peu raide; mais rien ne prouve que ces tiges soient en réalité terminales. L'objection que nous avons discutée à propos du dessin manifesté par l'ar-

[1] Kühne. *Nerf-und Muskelfaser*, Manuel de Stricker, p. 155.

gent sur les muscles du lézard se présente également ici : il serait possible, en effet, que, à l'extrémité de l'image qu'elles nous donnent, ces tiges fussent infléchies; dès lors, en pénétrant dans l'intérieur du faisceau musculaire, elles déroberaient à l'action de l'argent et par conséquent à notre observation leur parcours ultérieur.

Passons maintenant à la méthode de l'or et appliquons le procédé de Loewit.

Choisissons pour objet d'étude le gastrocnémien de la grenouille verte, puisque c'est sur ce muscle qu'a porté toute la discussion. Plongeons-en un fragment pendant une demi-minute à une minute dans l'acide formique au tiers, puis pendant un quart d'heure à vingt minutes dans une solution de chlorure d'or à 1 pour 100; mettons-le ensuite pendant vingt-quatre heures dans l'acide formique au tiers, et pendant les vingt-quatre heures suivantes dans l'acide formique pur (voy. les détails p. 291); puis, à la limite de la couche jaunâtre et de la portion centrale violette, détachons-en des faisceaux avec des ciseaux courbes sur le plat; examinons-les à un faible grossissement et choisissons ceux où, sur un fond à peu près incolore, les terminaisons nerveuses se dessinent en violet. Dissocions-les dans la glycérine et plaçons-les dans la position la plus convenable pour l'observation de ces terminaisons.

Après avoir achevé la préparation, nous constaterons qu'il se montre à la surface du faisceau un buisson semblable à celui que manifeste le nitrate d'argent, avec cette différence que tout ce que l'argent avait ménagé en blanc est ici coloré en violet foncé.

L'arborisation ainsi préparée diffère notablement de celle du lézard lorsqu'elle a subi les mêmes réactions : tandis

que, chez le lézard, elle présente des parties renflées et des parties rétrécies, et même en certains points des fragments qui paraissent complétement isolés par suite de la disparition ou de la non-coloration des parties rétrécies, chez la grenouille le buisson terminal est parfaitement continu, bien que toutes ses branches soient amincies et pour ainsi

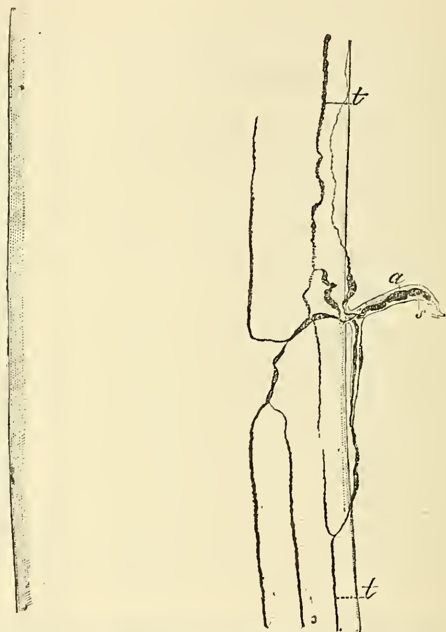


Fig. 13. — Faisceau musculaire du gastrocnémien de la grenouille verte, soumis à l'action du chlorure d'or suivant le procédé de Loewit. — Le buisson terminal est vu de profil. — *a*, branche mère du buisson; *s*, sa gaîne de Henle; *t*, tiges terminales.

dire filiformes. Vous en jugerez par les deux dessins que je vous montre ici; ils ont été faits à la chambre claire d'après les préparations que vous observerez tout à l'heure sous ces microscopes (voy. fig. 13 et Pl. VII, fig. 4).

De même que dans les éminences terminales du lézard, on ne remarque pas, dans le buisson terminal de la gre-

nouille, des noyaux distincts, parce que ces éléments ne sont pas colorés par l'or employé suivant le procédé de Loewit. Pour les apercevoir, il faut, après l'application de ce procédé, colorer la préparation au carmin et la monter dans la glycérine additionnée d'acide formique. On distingue alors des noyaux à côté de chacune des tiges terminales; ils ne sont pas disposés à la surface de ces tiges, comme dans les préparations à l'argent, mais à quelque distance d'elles; il semble que, sous l'influence de l'acide, le noyau se soit rétracté d'une part et la tige terminale de l'autre.

Cette méthode, en nous montrant que, dans un faisceau musculaire, tout le buisson terminal peut être coloré par l'or sans que ce réactif y manifeste aucune ramification ultérieure, nous permet de conclure que ce buisson est bien la véritable terminaison du nerf, et que celui-ci ne se continue pas au delà pour former un réseau, comme Gerlach l'a soutenu. Mais elle ne nous renseigne pas sur la situation des ramifications nerveuses par rapport au sarcolemme, et laisse en suspens la discussion engagée à ce sujet entre Kühne et Kölliker.

Adressons-nous à une autre méthode : Faisons dans le gastrocnémien de la grenouille une injection interstitielle d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100, enlevons le muscle et dissocions-le dans l'eau. Commençons par suivre le procédé le plus simple et arrachons les fibres avec une pince, ce qui est facile lorsqu'elles sont ainsi fixées. En examinant au microscope les faisceaux primitifs isolés, nous serons surpris de voir que certains d'entre eux, examinés avec le plus grand soin sur toute leur longueur et sur toute leur surface, ne présentent pas trace de fibres nerveuses. Devrait-on en conclure qu'il y a des fibres musculaires auxquelles il ne se rend pas de nerfs? Ce serait une erreur; en effet, à côté de ces faisceaux dépourvus de nerfs, vous en

remarquerez d'autres sur lesquels se distinguent de tout petits fragments de fibres nerveuses à moelle, comme si les fibres qu'ils possédaient à l'état normal avaient été rompues au voisinage de leur point d'attache. Il est évident que, si cette rupture, au lieu de se faire à une petite distance de l'extrémité myélinique, s'était faite sur cette extrémité même, on aurait obtenu une fibre musculaire dénuée en apparence de fibre nerveuse. Enfin, il y a des faisceaux sur lesquels vous reconnaîtrez de la façon la plus nette tout le buisson terminal de Kühne, et, comme l'acide osmique a coloré la myéline, vous pourrez distinguer les étranglements annulaires et les segments interannulaires, les noyaux de ces segments, la membrane de Schwann, et enfin la membrane de Henle et les éléments cellulaires qui la doublent.

Si, au lieu d'enlever les faisceaux musculaires par arrachement, vous vous servez pour les recueillir des ciseaux des aiguilles et de la pince, en suivant les indications que je vous ai données pour éviter la rupture des tubes nerveux (p. 505), vous pourrez constater que tous ces faisceaux sans exception présentent des terminaisons nerveuses.

Examinons maintenant plus en détail le buisson terminal. Comme ses branches n'embrassent pas le faisceau musculaire dans toute sa périphérie, mais qu'elles en occupent seulement le tiers ou le quart, il se présente de face ou de profil. Par l'examen comparatif de la terminaison nerveuse dans ces deux positions, que vous pourrez faire varier à volonté, il vous sera facile de vous assurer que toutes les parties à myéline sont déplaçables par rapport au faisceau primitif; vous leur verrez présenter des inflexions diverses, montrant qu'elles ne sont pas prises et maintenues entre le sarcolemme et la substance striée. Il suit de cette observation que toutes les branches du buisson terminal qui contiennent de la myéline sont certainement en dehors du sarcolemme.

A ce propos, je dois vous signaler une disposition intéressante que je soumets à votre observation sous un de ces microscopes. Vous y verrez passer transversalement au-dessus de plusieurs faisceaux musculaires parallèles un rameau nerveux composé de deux ou trois tubes. L'un de ces tubes se divise, au niveau d'un étranglement annulaire, en deux branches qui, s'écartant à angle droit de la direction du rameau, vont, l'une à droite, l'autre à gauche, se rendre au même faisceau musculaire, où elles se distribuent en deux buissons terminaux. Quelquefois l'une des branches du buisson qui semble destiné à un faisceau musculaire va se terminer dans un faisceau voisin. C'est une disposition de ce genre que Kölliker a dû observer dans la terminaison motrice qu'il représente figure 119 de son traité d'histologie[1]. La fibre qui se détache du buisson terminal est, il est vrai, dessinée comme une fibre pâle; mais il est probable que les acides dilués dont Kölliker s'était servi pour cette étude avaient amené dans la gaîne médullaire des modifications suffisantes pour lui faire considérer le tube nerveux à myéline qu'il avait sous les yeux comme une fibre nerveuse sans moelle.

Les préparations faites au moyen de l'acide osmique montrent très-nettement toutes les branches nerveuses munies de gaînes médullaires; mais au delà du dernier segment à myéline on ne distingue plus rien, même quand l'examen est pratiqué dans l'eau. Ce fait à lui seul conduirait à admettre que les portions de la terminaison nerveuse dépourvues de myéline, et révélées par l'action du nitrate d'argent et du chlorure d'or, sont au-dessous du sarcolemme. En effet, si elles étaient au-dessus de cette membrane, il devrait être possible de les reconnaître grâce à leur différence de réfringence, au moins lorsque la préparation est conservée dans l'eau.

[1] Kölliker. *Éléments d'histologie humaine*, deuxième édition française, p. 222.

Les vues de profil ne sont pas moins instructives que les vues de face. La branche mère s'étant divisée et subdivisée avant d'atteindre le faisceau musculaire, les branches secondaires embrassent ce faisceau comme les doigts de la main appliqués sur un cylindre, et sont attachées au sarcolemme seulement par leurs extrémités. Cette sorte de main, formée par le buisson terminal de Kühne considéré dans sa partie myélinique, est fixée au sarcolemme par un assez grand nombre d'attaches; en d'autres termes, le nerf atteint le faisceau musculaire par plusieurs points, dont le nombre peut aller jusqu'à huit ou dix. Il est facile de suivre sur le sarcolemme les branches nerveuses plus ou moins longues qui s'étendent à sa surface, mais à la condition de conserver les préparations dans l'eau. Si on les monte dans la glycérine, ce liquide, qui pénètre toutes les parties, fait disparaître grâce à son haut indice de réfraction les légères différences de réfringence qui auraient pu permettre de les distinguer nettement.

L'acide osmique ne manifeste pas les noyaux du buisson terminal; aussi, pour être renseigné sur leur nombre et sur leur siége, est-il nécessaire de les colorer par le carmin. Comme cette coloration ne réussit que sur des faisceaux qui n'ont pas subi sous l'influence de l'acide osmique une modification trop profonde, il faut choisir pour la tenter des portions du muscle qui se trouvent à la périphérie de la zone dans laquelle le réactif s'est répandu. Bien que l'on obtienne quelquefois ainsi de bonnes colorations, la méthode n'est pas certaine; aussi ai-je cherché à la régulariser. Voici comment j'y suis arrivé : Je fais dans le muscle une injection interstitielle d'un mélange d'une partie d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100 avec quatre parties d'alcool à 36°. La petite quantité d'acide osmique ainsi mise en contact avec les faisceaux musculaires ne suffirait peut-être

pas à les fixer; l'alcool complète son action. Peut-être se passe-t-il là quelque réaction qui nous est inconnue; mais, suivant moi, l'heureux résultat obtenu par ce mélange tient à ce que l'acide osmique agit suffisamment sur les tubes nerveux à myéline, sans cependant se porter sur les faisceaux musculaires en quantité assez grande pour empêcher leur coloration ultérieure. Il est très-facile ensuite de pratiquer la dissociation; elle doit se faire dans l'alcool. Les faisceaux à peu près isolés sont plongés pendant une demi-heure dans une solution de picrocarminate à 1 pour 100, puis lavés à l'eau pour enlever l'excès de la matière colorante et traités ensuite sur la lame de verre par un mélange à parties égales d'eau et d'acide acétique cristallisable. Comme les éléments musculaires et nerveux sont fixés par l'acide osmique et l'alcool, cette forte dose d'acide acétique n'exerce plus sur eux l'action nuisible qu'elle aurait sur des tissus frais, et le faisceau musculaire ne paraît pas fortement altéré. Les divers noyaux colorés en rouge que l'on y observe sont plus ou moins modifiés par l'acide, qui tend à les ramener à la forme sphérique. Aussi ceux d'entre eux qui ne sont pas entravés par une résistance quelconque se montrent-ils avec cette forme, tandis que ceux qui sont maintenus entre des plans d'une résistance supérieure à la leur conservent à peu près leur forme normale.

Sur la préparation que je soumets à votre examen (voy. Pl. VII, fig. 5), vous reconnaîtrez, à leur teinte grise, les ramifications à myéline du buisson de Kühne; les tiges terminales ne se voient pas ou se distinguent à peine. Les noyaux de la gaîne de Henle, colorés en rouge, sont appliqués à la face interne de cette gaîne, qui est nettement dessinée; les noyaux des segments interannulaires sont rouges et sphériques. Quant aux noyaux musculaires, disposés en séries longitudinales dans le faisceau, ils sont

caractérisés par leur forme aplatie et par les crêtes d'empreinte qu'ils présentent. Outre ces diverses espèces de noyaux, on remarque sur le faisceau musculaire, dans le prolongement de la direction des branches nerveuses à myéline, des noyaux granuleux revenus sur eux-mêmes, qui se distinguent de tous les précédents par leur aspect, et qui ne sont autre chose que les noyaux des tiges terminales. Il est facile de s'en convaincre sur les préparations où l'une ou l'autre de ces tiges est légèrement colorée.

Lorsque, par une pression énergique exercée à plusieurs reprises sur la lamelle, on parvient à rompre le sarcolemme, les derniers noyaux dont nous venons de parler, ceux qui appartiennent aux tiges terminales, reviennent à une forme arrondie qui leur donne une grande ressemblance avec les noyaux des segments interannulaires. Cependant ils en diffèrent toujours un peu; ils sont plus grands et ne sont pas complétement ronds (voy. Pl. VII, fig. 6). Le changement de forme des noyaux des tiges terminales après la rupture du sarcolemme présente de l'intérêt au point de vue de la question qui nous occupe. Il nous montre, en effet, qu'avant la déchirure de cette membrane ces noyaux étaient maintenus dans leur forme entre des plans résistants, en d'autres termes, qu'ils étaient au-dessous du sarcolemme, tandis que ceux des segments myéliniques se trouvaient au-dessus. En second lieu, il nous prouve que ces noyaux sont tout à fait à la surface de la substance striée et ne sont pas maintenus par cette dernière.

Les préparations que je viens de décrire permettent donc d'affirmer que la pénétration de la fibre nerveuse à travers le sarcolemme se fait au point même où elle perd sa gaîne de myéline.

On y reconnaît également que les terminaisons motrices de la grenouille ne présentent rien d'analogue aux noyaux

fondamentaux des éminences terminales des lézards et des mammifères. En effet, parmi tous ces noyaux si nettement dessinés et colorés, on n'en remarque pas d'autres que les noyaux musculaires, les noyaux des segments interannulaires, les noyaux de la gaîne de Henle et ceux des tiges terminales.

Pour compléter ces connaissances sur la situation des terminaisons motrices par rapport au sarcolemme, il convient de pratiquer des coupes transversales des faisceaux musculaires. Ces coupes, qu'il est avantageux de faire sur le muscle couturier dont les fibres sont parallèles, doivent être exécutées d'après les indications que je vous ai données à propos des muscles du lézard (voy. p. 309). En les examinant, vous reconnaîtrez que jamais une fibre nerveuse à myéline n'est située sous le sarcolemme.

Il nous reste à étudier les terminaisons motrices de la grenouille à l'état vivant sans aucun réactif. En procédant comme je vous l'ai dit à propos des muscles du lézard, on constate, sur des faisceaux situés superficiellement, qu'à la suite des branches à myéline il existe des tiges terminales. Ces tiges, qui correspondent à l'arborisation de l'éminence nerveuse du lézard, sont généralement assez courtes et tout à fait droites; elles ne possèdent pas de ramifications. Quand on éloigne l'objectif, elles deviennent obscures ; quand on le rapproche, elles sont à peine brillantes et se confondent avec la masse qui les entoure; d'où l'on doit conclure que leur indice de réfraction est un peu inférieur à celui de la substance dans laquelle elles sont plongées. Leurs noyaux sont au contraire brillants quand on éloigne l'objectif. Ils masquent les tiges terminales lorsque celles-ci sont situées à la face superficielle

d'un faisceau primitif; en revanche, lorsqu'elles sont à la face profonde d'un faisceau et vues par transparence à travers la substance musculaire, ce sont elles, au contraire, qui masquent la partie médiane des noyaux. Cette double observation démontre que les noyaux sont à cheval sur les tiges terminales et toujours à leur face externe.

En faisant agir l'alcool au tiers, on rend les tiges terminales plus nettes; leur contour apparaît nettement, et elles se montrent avec les caractères que j'ai indiqués pour les branches de l'arborisation chez le lézard; c'est-à-dire que, lorsqu'on éloigne l'objectif, il s'y manifeste de chaque côté un bord clair. Cette observation suffit à démontrer l'analogie de constitution et de siége des tiges terminales des grenouilles et de l'arborisation nerveuse des autres vertébrés.

Je ne poursuivrai pas plus loin ces recherches sur la terminaison des nerfs dans les muscles striés volontaires; je vais résumer brièvement les faits que nous avons pu établir d'une façon certaine.

Nous avons vu que, chez les insectes, le nerf, formé d'un cylindre-axe fibrillaire entouré d'une gaîne membraneuse, atteint le faisceau musculaire au niveau d'une éminence conique granuleuse, située sous le sarcolemme. Tandis que sa gaîne se continue avec cette dernière membrane, il se développe sur le cône granuleux en l'embrassant de ses fibrilles constitutives, dont la terminaison finale nous est encore inconnue. Le plus souvent il se trouve au niveau de l'éminence un noyau, mais quelquefois aussi il n'en existe pas. La terminaison nerveuse peut donc se faire sans trace de noyau.

Chez les reptiles et chez les mammifères, le nerf se termine par des ramifications élégantes munies de noyaux.

Ces ramifications, situées au-dessous du sarcolemme, sont logées dans une substance granuleuse pourvue de noyaux d'une espèce spéciale, noyaux fondamentaux.

Chez la grenouille, il n'existe ni substance granuleuse ni noyaux fondamentaux. La terminaison se fait par des tiges courtes et droites, munies de noyaux qui leur appartiennent.

Jamais il ne m'a été possible de suivre des ramifications nerveuses au delà de l'arborisation terminale chez les mammifères, ou au delà du buisson terminal chez la grenouille. Aussi je pense que l'arborisation terminale, telle que nous l'ont montrée les différentes méthodes que nous avons appliquées à son étude, est bien réellement la véritable et dernière terminaison du nerf dans le muscle.

Nous devons nous demander maintenant quel est le rôle fonctionnel des diverses parties de la terminaison motrice. Je vous ferai remarquer d'abord que, malgré la différence de structure que présente cette terminaison chez l'insecte, chez la grenouille et chez les mammifères, le mode suivant lequel la contraction du muscle est mise en jeu n'en est pas moins le même chez tous ces animaux. Si la disposition de l'organe varie, tandis que la fonction est la même, c'est dans la partie de cette disposition qui est commune à toutes les terminaisons motrices qu'il faut chercher ce qui est essentiel à l'exercice de la fonction.

Chez l'insecte, nous avons vu le nerf sans myéline, simple cylindre-axe, se dissocier en ses fibrilles constitutives pour se mettre en rapport avec la substance contractile. Chez le lézard et chez les mammifères, l'arborisation terminale a également pour résultat d'établir un grand nombre de divisions du cylindre-axe, et par conséquent un grand nombre de points par lesquels il est en rapport avec la substance striée. Chez la grenouille, il existe une division analogue, mais qui se fait en majeure partie en dehors du sarcolemme.

La disposition commune de toutes les terminaisons motrices est donc la mise en rapport du cylindre-axe avec la substance contractile par un très-grand nombre de points. Cette multiplication des points de contact doit par conséquent être considérée comme une condition essentielle de l'action du nerf sur le muscle. Quant aux noyaux et à la substance granuleuse, comme ces parties manquent chez certains animaux, il est évident qu'elles ne jouent qu'un rôle accessoire, sur lequel il nous est impossible de rien préciser.

Malgré l'insuffisance de nos connaissances sur ce sujet, je dois vous indiquer en quelques mots la manière dont on comprend aujourd'hui l'action du nerf sur le muscle. Il règne à ce sujet deux théories.

D'après la première, l'organe terminal du nerf sur le faisceau musculaire serait analogue à la plaque électrique de la torpille. Il existerait entre le muscle et le nerf une petite lame électrique qui, sous l'influence de la volonté ou de l'irritation du nerf, déterminerait la contraction du muscle par une excitation du même genre que celle que nous y produisons en y appliquant directement les pôles d'un courant électrique interrompu. C'est la théorie électrique.

D'après la seconde théorie, sous l'influence de l'action nerveuse, il se passerait à l'extrémité du nerf et dans l'éminence terminale des modifications chimiques qui amèneraient la production d'un corps irritant, lequel agirait sur la substance contractile à la manière des excitants chimiques (acide sulfurique, acide chlorhydrique, etc.).

Parmi les faits histologiques que nous avons étudiés, y en a-t-il qui soient favorables à l'une ou à l'autre de ces deux hypothèses? J'avoue que je n'en vois point. En revanche, il y a certains de ces faits qui sont manifestement contraires à

la théorie électrique. L'analogie que l'on a voulu établir entre la plaque électrique de la torpille et l'éminence terminale n'est pas fondée. Quand bien même on ne tiendrait pas compte de ce que la partie granuleuse de cette éminence n'existe pas chez tous les animaux, nous avons vu que même les arborisations qui sont pourvues de substance granuleuse diffèrent notablement des lames électriques. Ce sont deux organes bien différents. Quant à la théorie chimique, aucun des faits que nous avons observés ne parle ni pour ni contre elle.

Avant de terminer, je dois vous dire encore quelques mots des modifications qui se manifestent dans les éminences terminales à la suite de la section des nerfs qui s'y rendent.

Les expériences que j'ai faites à ce point de vue spécial ont été exécutées chez le lapin ; elles sont au nombre de trois seulement. Le nerf sectionné a été le sciatique ; l'examen des éminences terminales a été fait dans les faisceaux musculaires des jumeaux et du soléaire, vingt-quatre heures, quarante-huit heures et cinq jours après la section.

Après cinq jours, il n'y avait plus trace de myéline dans les dernières ramifications nerveuses.

Après quarante-huit heures, ces mêmes ramifications ne contenaient plus que quelques gouttelettes graisseuses.

Après vingt-quatre heures, la segmentation de la myéline avait déjà commencé.

A cette même période, vous vous en souvenez, on ne remarque encore dans le tronc du segment périphérique que des modifications à peine saisissables des tubes nerveux. L'altération dégénérative marche donc, non pas comme on le croyait généralement, du centre à la périphérie, mais, au contraire, de la périphérie au centre. Les modifications

des tubes nerveux se montrent tout d'abord aux dernières extrémités, puisque la myéline y est déjà segmentée au bout de vingt-quatre heures.

Voici comment nous devons nous expliquer cette activité particulière du processus à l'extrémité terminale des nerfs. A mesure qu'ils arrivent vers leur terminaison, les tubes nerveux diminuent de diamètre et leurs étranglements annulaires se rapprochent d'une façon correspondante. Les segments interannulaires sont donc beaucoup plus courts, et, comme c'est à l'activité de ces éléments cellulaires qu'il faut rattacher la dégénération (voy. p. 69), plus ils seront nombreux pour une même longueur, plus le processus devra s'accomplir rapidement. Néanmoins leur multiplicité ne suffit pas à rendre compte de cette rapidité, et, pour l'expliquer, il faut admettre qu'ils possèdent une activité toute spéciale. Cette activité est probablement liée aux conditions avantageuses dans lesquelles ils sont placés relativement à l'apport du sang et aux échanges nutritifs.

Quant à l'éminence terminale elle-même, vingt-quatre heures après la section, tous ses noyaux étaient devenus sphériques et volumineux, et par suite elle faisait une saillie plus considérable à la surface du faisceau musculaire. Cette activité exagérée qui se manifeste dans la nutrition des éléments nucléaires de l'éminence dès qu'elle est soustraite à l'influence des centres trophiques établit que ces éléments sont sous la dépendance immédiate du nerf. Les noyaux de l'éminence terminale, et en particulier ceux de l'arborisation, se comportent donc comme les noyaux des segments interannulaires, avec lesquels ils présentent, du reste, une grande analogie.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

I. — NERFS PÉRIPHÉRIQUES

Molinelli. *Comment. Bonon*, t. III, p. 282.

Fontana. *Traité du venin de la vipère*, t. II, p. 202.

Leeuwenhoek. *Opera.*, t. II, p. 351.

Bichat. *Anatomie générale*, 1812, t. I, p. 137.

Bogros. *Mémoire sur la structure des nerfs.* Répertoire d'anatomie et de physiologie, 1827, t. IV, p. 63.

Remak. *Froriep's Neue Notizen*, n° 47, 1837.

Remak. *Observationes anatomicæ et microscopicæ de systematis nervosi structura.* Berlin, 1838.

Schwann. *Microscopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen.* Berlin, 1839.

Valentin. *Ueber die Scheiden der Ganglienkugeln und deren Fortsetzungen.* Müller's Arch., 1839, p. 139.

Henle. *Anatomie générale.* Encyclopédie anatomique, trad. française, 1845, t. VII.

Cruveilhier. *Anatomie descriptive*, 3e édit., t. IV, p. 461-463.

Ch. Robin. *Mémoire sur le périnèvre, espèce nouvelle d'élément anatomique qui entre dans la composition du tissu des nerfs.* Comptes rendus de la Société de Biologie, 1854, 2e série, t. I, p. 99.

Frommann. *Zur Silberfärbung der Axencylinder*, Virchow's Arch., 1861, t. XXI, p. 151.

Hoyer. *Ein Beitrag zur Histologie bindegewebiger Gebilde.* Arch. f. Anat. und Physiol., 1865, p. 204.

Roudanowski. *Observations sur la structure des tissus nerveux d'après une nouvelle méthode.* — Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1865, t. II, p. 225.

Mauthner. *Beitraege zur Kenntniss der morphologischen Elemente des Nervensystems.* Acad. des sciences de Vienne, t. XXXIX.

Klebs. *Die Nerven der organischen Muskelfasern.* Virchow's Arch., 1865, t. XXXII, p. 179.

G. Pouchet. *Note sur la vascularité des faisceaux primitifs des nerfs périphériques.* — Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1867, t. IV, p. 438.

Kölliker. *Traité d'histologie*, 2e édition française.

Wiensky. *Sur l'extension du pseudo-epithélium dans l'organisme des vertébrés.* Travail analysé par Rudnew dans *Cannstadt's Jahresbericht*, 1868, t. I, p. 25.

M. Schultze. *Ueber die Structurelemente des Nervensystems.* Handbuch der Lehre von den Geweben, herausgeg. von S. Stricker. Leipzig, 1871.

Todaro. *Sulla struttura dei plessi nervosi.* Roma, 1872.

Ranvier. *Recherches sur l'histologie et la physiologie des nerfs*. Archives de physiologie, 1871-72, t. IV, p. 129 et 427 (mars et juillet 1872).

Ranvier. *Des étranglements annulaires et des segments interannulaires chez les raies et les torpilles*. Comptes rendus de l'Académie des sciences, 4 novembre 1872, t. LXXV, p. 1129.

Axel Key et Retzius. *Studien in der Anatomie des Nervensystemes*. Arch. f. micr. Anat., 1873, p. 308.

Schmidt. *On the construction of the dark or double-bordered nerve-fibre*. Monthly microscopical journal, 1874, p. 200.

Toel. *Die Ranvier'schen Schnürringe markhaltiger Nervenfasern und ihr Verhæltniss zu den Nevrilemmkernen*. Inaugural Dissertat., Zürich, 1875.

Rouget. *Développement des nerfs dans les larves des batraciens*. Arch. de physiologie, 1875, p. 482.

Lantermann. *Ueber den feineren Bau der peripherischen markhaltigen Nervenfaser*, Arch. f. micr. Anat., t. XIII, 1876, p. 6.

Kuhnt. *Die peripherische markhaltige Nervenfaser*. Arch. f. micr. Anat., 1876, p. 440.

II. — DÉGÉNÉRATION ET RÉGÉNÉRATION DES NERFS SECTIONNÉS

Fontana. *Ricerche anatomice sopra la fisica animale*. Florence, 1775.

Nasse. *Ueber die Veraenderungen der Nervenfasern nach ihrer Durchschneidung*. Müller's Arch., 1839, p. 413.

Longet. *Recherches expérimentales sur les conditions nécessaires à l'entretien et à la manifestation de l'irritabilité musculaire*. Paris, 1841.

Jean Müller. *Manuel de physiologie*. Traduct. française, t. I, p. 351.

Longet. *Traité de physiologie*, 2e édition, t. II, p. 225.

Brown-Séquard. *Recherches sur l'irritabilité musculaire*. Bulletin de la Société philomatique, 1847, p. 74 et 85; et Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1859, t. II, p. 75.

Waller. *Sur la reproduction des nerfs et sur la structure et les fonctions des ganglions spinaux*. Arch. de Müller, 1852, p. 392.

Philippeaux et Vulpian. *Recherches expérimentales sur la régénération des nerfs séparés des centres nerveux*. — Mémoires de la Société de Biologie, 1859, p. 343.

Lent. *Beitraege zur Lehre von der Regeneration durchschnittener Nerven*. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, t. VII, p. 145.

Hjelt. *Ueber die Regeneration der Nerven*. Virchow's Arch., 1860, t. XIX, p. 352.

Remak. *Ueber die Wiedererzeugung von Nervenfasern*. Virchow's Archiv, 1862, t. XXIII, p. 441.

Laugier. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 20 juin 1864.

Nélaton. *Société de Chirurgie*, 22 juin 1864.

Schiff. *Archiv des Vereins für gemeinschaftliche Arbeiten*, t. I.

Eulenburg et Landois. *Berliner klinische Wochenschrift*, 1865, nos 45 et 46.

Neumann. *Degeneration and Regeneration nach Nervendurchschneidungen*. Archiv für Heilkunde, 1868, t. IX, p. 201.

Vulpian. *Recherches relatives à l'influence des lésions traumatiques des nerfs sur les propriétés physiologiques et la structure des muscles*. Arch. de physiologie, 1871-1872, t. IV, p. 745.

Ranvier. *De la dégénérescence des nerfs après leur section.* Comptes rendus de l'Académie des sciences, 30 décembre 1872.

Ranvier. *De la régénération des nerfs sectionnés.* Comptes rendus de l'Académie des sciences, 24 février 1873.

Eichhorst. *Ueber Nervendegeneration und Nervenregeneration.* Virchow's Archiv, 1873, t. LIX, p. 1.

Bakowiecki. *Zur Frage vom Verwachsen der peripherischen Nerven.* Archiv f. micr. Anatomie, 1876, t. XIII, p. 420.

Engelmann. *Ueber Degeneration von Nervenfasern.* Arch. f. die gesammte Physiologie (Pflüger), t. XIII, 1876, p. 414.

Sigmund Mayer. *Die peripherische Nervenzelle und das sympathische Nervensystem.* Archiv für Psychiatrie, 1876, p. 430.

Arloing et Tripier. *Des conditions de la persistance de la sensibilité dans le bout périphérique des nerfs sectionnés.* Archives de physiologie, 1876, p. 11.

Balbiani, *Sur les phénomènes de division du noyau cellulaire.* Comptes rendus de l'Académie des sciences, 30 octobre 1876.

III. — TERMINAISON DES NERFS DANS L'ORGANE ÉLECTRIQUE DE LA TORPILLE

Matteucci. *Traité des phénomènes électro-physiologiques des animaux.* Paris, 1844.

Paul Savi. *Études anatomiques sur le système nerveux et sur l'organe électrique de la torpille.* — Publié à la suite du *Traité des phénomènes électro-physiologiques des animaux* de Matteucci. Paris, 1844.

Rod. Wagner. *Ueber den feineren Bau des electrischen Organs im Zitterrochen.* Göttingen, 1847.

Pacini. *Struttura intima dell' organo elettrico del Gymnoto.* Bologna, 1852.

Remak. *Uber die Enden der Nerven im electrischen Organ der Zitterrochen.* Müller's Archiv., 1856, p. 467.

Kölliker. *Ueber die Endigungen der Nerven im electrischen Organ der Zitterrochen.* Verhandl. der physikalisch-medicin. Gesellschaft in Würzburg, 1858, t. VIII, p. 2.

Max Schultze. *Zur Kenntniss der electrischen Organe der Fische.* 2e Abtheilung: *Torpedo.* Halle, 1859.

Moreau. *Expériences sur la torpille électrique.* Annales des sciences naturelles, 1862, t. XVIII, cahier 1.

M. Schultze. *Ueber die Structurelemente des Nervensystems.* Manuel de Stricker, 1871, fig. 23, p. 119.

F. Boll. *Beitræge zur Physiologie von Torpedo.* Arch. Reichert et Du Bois-Reymond, 1873, p. 76.

F. Boll. *Die Structur der electrischen Platten von Torpedo.* Arch. f. micr. Anat., t. X, 1873, p. 101.

Ciaccio. *Intorno all' intima tessitura dell' organo elettrico della Torpedine.* Rendiconti dell' Academia delle scienze dell' Istituto di Bologna, 21 maggio 1874.

Ciaccio. *Nuove osservazioni intorno all' intima tessitura dell' organo elettrico della Torpedine.* Lo Spallanzani, Rivista di scienze mediche et naturali, anno XIII, fasc. X, 1875.

Ranvier. *Sur les terminaisons nerveuses dans les lames électriques de la torpille.* Comptes rendus de l'Académie des sciences, 20 décembre 1875.

F. Boll. *Nuove ricerche sulla struttura delle piastrine electriche della Torpedine.* Roma, 1876.

Du Bois-Reymond. *Gesammelte Abhandlungen zur allgemeinen Muskel-und Nervenphysik.* Berlin, 1877, t. II, p. 671.

Marey. *Sur les caractères des décharges électriques de la torpille.* Comptes rendus de l'Académie des sciences, 22 janvier 1877.

IV. — TERMINAISON DES NERFS DANS LES MUSCLES STRIÉS

Doyère. *Mémoire sur les tardigrades.* Annales des sciences naturelles, 1840, t. XIV, p. 346.

Henle. *Anatomie générale*, trad. franç., 1843, t. II, p. 193.

J. Müller. *Manuel de Physiologie*, trad. franç., 1845, t. I, p. 521.

R. Wagner. *Neue Untersuchungen ueber den Bau und die Endigungen der Nerven.* Leipzig, 1847.

Reichert. *Ueber das Verhalten der Nervenfasern bei dem Verlauf, der Vertheilung u. Endigung in einem Hautmuskel des Frosches.* Müller's Archiv., 1851, p. 29.

Kühne. *Ueber die peripherischen Endorgane der motorischen Nerven.* Leipzig, 1862.

Margo. *Ueber die Endigung der Nerven in der quergestreiften Muskelsubstanz*, 1862.

Rouget. *Note sur la terminaison des nerfs moteurs dans les muscles chez les reptiles, les oiseaux et les mammifères.* Comptes rendus de l'Académie des sciences, 28 septembre 1862.

Krause. *Ueber die Endigung der Muskelnerven.* Arch. für rationnelle Medicin, 1863, t. XVIII, p. 136 et t. XX, p. 1.

Kühne. *Ueber die Endigung der Nerven in den Muskeln.* Archives de Virchow, 1863, t. XXVII, p. 508.

Rouget. *Mémoire sur la terminaison des nerfs moteurs.* Journal de la Physiologie, t. V, p. 574.

Cohnheim. *Ueber die Endigung der Muskelnerven.* Centralblatt, 1863, n° 55.

Kühne. *Ueber die Endigung der Nerven in den Nervenhügeln der Muskeln.* Archives de Virchow, 1864, t. XXX, p. 187.

Cohnheim. *Ueber die Endigung der Muskelnerven.* Archives de Virchow, 1865, t. XXXIV, p. 194.

Trinchese. *Mémoire sur la terminaison périphérique des nerfs moteurs dans la série animale.* Journal de l'anatomie et de la physiologie, 1867, t. IV, p. 485.

Kühne. *Nerf-und Muskelfaser.* Manuel de Stricker, 1871.

J. Gerlach. *Das Verhæltniss der Nerven zu den willkürlichen Muskeln der Wirbelthiere.* Sitzungsberichte der phys.-med. Societæt zu Erlangen, 1873, p. 97.

Löwit. *Die Nerven der glatten Muskulatur.* Académie des sciences de Vienne, t. LXXI, 22 avril 1875.

Ewald. *Ueber die Endigung der motorischen Nerven in den quergestreiften Muskeln.* Arch. für die gesammte Physiol. (Pflüger) 1876, t. XII, p. 13.

Fischer. *Ueber die Endigungen der Nerven im quergestreiften Muskel der Wirbelthiere.* Arch. f. micr. Anat., 1876, t. XIII, p. 365.

J. Gerlach. *Ueber das Verhæltniss der nervœsen und contractilen Substanz des quergestreiften Muskels.* Arch. f. micr. Anat., 1876, t, XIII, p. 399.

TABLE DES MATIÈRES

VINGT ET UNIÈME LEÇON

DÉGÉNÉRATION ET RÉGÉNÉRATION DES NERFS SECTIONNÉS (suite)

VINGT-DEUXIÈME LEÇON

VINGT-TROISIÈME LEÇON

VINGT-QUATRIÈME LEÇON

VINGT-CINQUIÈME LEÇON

VINGT-SIXIÈME LEÇON

TERMINAISON DES NERFS DANS L'ORGANE ÉLECTRIQUE DE LA TORPILLE

VINGT-SEPTIÈME LEÇON

VINGT-HUITIÈME LEÇON

VINGT-NEUVIÈME LEÇON

TRENTIÈME LEÇON

TRENTE ET UNIÈME LEÇON

NERFS DE L'ORGANE ÉLECTRIQUE.

TRENTE-DEUXIÈME LEÇON

TRENTE-TROISIÈME LEÇON

Considérations physiologiques sur l'organe électrique.

TRENTE-QUATRIÈME LEÇON

SECTIONS TRANSVERSALES DES NERFS DE L'ORGANE ÉLECTRIQUE DE LA TORPILLE.

TERMINAISON DES NERFS DANS LES MUSCLES STRIÉS A CONTRACTION VOLONTAIRE

TRENTE-CINQUIÈME LEÇON

TRENTE-SIXIÈME LEÇON

TRENTE-SEPTIÈME LEÇON

TRENTE-HUITIÈME LEÇON

TRENTE-NEUVIÈME LEÇON

QUARANTIÈME LEÇON

QUARANTE ET UNIÈME LEÇON

EXPLICATION DES PLANCHES

DU TOME SECOND

PLANCHE I

Fig. 1. — A, B, C. Trois tubes nerveux du segment périphérique du sciatique du pigeon, le troisième jour après la section. — Ces tubes, isolés après une heure de macération du nerf dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100, ont été colorés au picrocarminate et conservés dans la glycérine substituée lentement au liquide colorant (*Voy.* p. 4).

A, portion médiane d'un segment interannulaire, présentant un seul noyau hypertrophié *n*, entouré d'une masse de protoplasma *p*, et de gouttes de myéline teintes par l'osmium, *m*.

B, partie centrale d'un segment interannulaire, présentant deux noyaux *n' n'*, plongés dans une masse protoplasmique commune *p*. Entre les deux noyaux, le tube nerveux présente un léger rétrécissement.

C, quatre noyaux *n'' n'' n'' n''* se rencontrent dans un même segment interannulaire. Le protoplasma *p* qui les enveloppe n'est pas segmenté, et dans son intérieur sont également contenues des boules de myéline, *m*.

Fig. 2. — Deux tubes nerveux à myéline du segment périphérique du pneumogastrique du lapin, six jours après la section. — Dissociation après macération dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100; coloration au moyen du picrocarminate; conservation dans la glycérine.

Les portions *a a* de ces tubes, qui ne sont occupées ni par des gouttes de myéline ni par des noyaux, sont revenues sur elles-mêmes, et à leur niveau le tube nerveux est rétréci.

— *n n*, noyaux proliférés des segments interannulaires; *m m*, gouttes de myéline; *g*, granulations graisseuses (*Voy.* p. 9).

Fig. 3. — A, B, C. Trois tubes nerveux du segment périphérique du sciatique du lapin, quatre jours après la section. — Même mode de préparation que pour les tubes représentés figure 2 (*Voy.* p. 9).

A. — Le noyau *n* du segment, légèrement hypertrophié, comprime la myéline; autour de lui, le protoplasma *p*, s'étant accru, a refoulé en divers points la gaîne médullaire ou l'a complétement sectionnée.

B, prolifération des noyaux *n* des segments interannulaires; *e*, étranglement annulaire, effacé en partie par le gonflement du protoplasma *p*; *m*, gaîne médullaire fragmentée.

C, tube nerveux dont la gaîne médullaire est déprimée ou sectionnée par l'accroissement du protoplasma, et de chaque côté duquel se voient deux cellules du tissu connectif intrafasciculaire *c c* (*Voy.* p. 15).

Fig. 4. — Portion d'une fibre de Remak du segment périphérique du sciatique du lapin, cinq jours après la section. Mode de préparation indiqué à l'explication de la figure 2. — *n n*, noyaux hypertrophiés et légèrement étranglés; *g*, granulations graisseuses (*Voy.* p. 14).

Fig. 5. — Un tube nerveux de l'extrémité du segment supérieur du sciatique du rat, trois jours après la section. La figure est retournée; en *a* se trouve l'extrémité ouverte du tube sectionné, dont le calibre est occupé en grande partie par des cellules lymphatiques, dans lesquelles on distingue les noyaux *n*, les granulations graisseuses et les gouttes de myéline qu'elles contiennent. — La gaîne médullaire *m* est déformée, rongée ou refoulée par les cellules lymphatiques. — *n'*, noyau du segment interannulaire. — *c c c c*, quatre cellules lymphatiques du tissu conjonctif intrafasciculaire, chargées de granulations graisseuses et de gouttes de myéline (*Voy.* p. 37).

Fig. 6. — Tube nerveux du bourgeon central du nerf sciatique du lapin, quatre jours après la section. La portion qui a été dessinée a été prise un peu au-dessus de l'extrémité sectionnée. Même mode de préparation que pour les tubes représentés dans les figures précédentes.

— *m*, gaîne médullaire refoulée en quelques points, mais non sectionnée par le protoplasma *p* et les noyaux proliférés *n n n* (*Voy.* p. 41).

Fig. 7. — Tube nerveux complétement isolé du bourgeon central du nerf sciatique du rat, trois jours après la section (*Voy.* p. 33).

— *t*, terminaison de la gaîne médullaire normale; *cy*, cylindre axe strié; *p*, protoplasma granuleux qui l'entoure; *m*, portion de la gaîne médullaire n'ayant subi qu'une résorption incomplète; *my*, boules de myéline; *e*, extrémité libre du cylindre axe au niveau de la section.

Fig. 8. — Coupe transversale d'un des faisceaux du segment périphérique du nerf sciatique du lapin, vingt-huit jours après la section. — Le durcissement du nerf a été obtenu par une macération d'une semaine dans une solution d'acide chromique à 2 pour 100, un séjour de vingt-quatre heures dans l'eau pour enlever l'excès du réactif et de vingt-quatre heures dans l'alcool pour donner au nerf une consistance convenable. — La coupe a été colorée au moyen du picrocarminate et elle a été montée dans le baume du Canada après avoir été déshydratée par l'alcool et éclaircie par l'essence de girofle (*Voy.* p. 10).

— *gl*, gaîne lamelleuse; *v*, vaisseaux sanguins; *a*, gros tubes nerveux sans cylindre axe; *b*, tubes nerveux encore munis d'un cylindre

axe; *t*, petits tubes nerveux sans cylindre axe ; *c*, tissu conjonctif intrafasciculaire; *l*, lames intrafasciculaires.

Fig. 9. — Nerf pneumogastrique du lapin enlevé soixante jours après la section, vu à l'œil nu et dessiné à sa grandeur naturelle après macération de vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100.

— *c*, segment central; *b*, bourgeon central; *i*. segment intermédiaire ou cicatriciel; *b'*, bourgeon périphérique; *p*, segment périphérique (*Voy*. p. 47).

Fig. 10. — Un gros tube nerveux à myéline du bourgeon central du nerf pneumogastrique du lapin, soixante-douze jours après la section, isolé après une macération de vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100.

La gaîne médullaire du tube primitif *t* se termine par un bourgeon *b*, de l'extrémité duquel partent des tubes à myéline *t' t''* et des fibres sans myéline.

— *s*, gaîne de Schwann du tube primitif formant aux tubes qui en émanent une gaîne secondaire, *s'* (*Voy*. p. 61).

Fig. 11 et 11 *bis*. — Tube nerveux du bourgeon central du nerf sciatique du lapin, quatre-vingt-dix jours après la section. — La figure 11 *bis* doit être reportée à la suite de la figure 11, de telle sorte que *a'* se continue avec *a* (*Voy*. p. 62). — Ce tube nerveux a été isolé après une macération de vingt-quatre heures dans l'acide osmique à 1 pour 100. — *t*, tube nerveux primitif entouré de sa gaîne de Schwann *s*, et se terminant par un bourgeon de sa gaîne médullaire *b*. — De l'extrémité de ce bourgeon part un tube secondaire *t'*, qui se divise et se subdivise pour donner un faisceau de tubes nerveux médullaires grêles F, entouré d'une gaîne secondaire *s'*, émanation de la gaîne de Schwann; *m*, boules de myéline provenant de la gaîne médullaire de l'ancien tube.

PLANCHE II

Fig. 1. — Faisceau de tubes nerveux du segment périphérique du nerf sciatique du lapin, soixante-dix jours après la section, isolé par dissociation après macération du nerf pendant vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100 (*Voy*. p. 49).

t, tubes nerveux à myéline; *s'*, gaîne d'enveloppe du faisceau, munie de noyaux *n*; *m*, boules de myéline.

Fig. 2. — Segment périphérique du nerf pneumogastrique du lapin, soixante-douze jours après la section.

Dissociation du nerf après un séjour de vingt-quatre heures dans l'acide osmique; coloration au moyen du picrocarminate, conservation dans la glycérine (*Voy*. p. 49).

— *t*, tube nerveux grêle développé dans l'intérieur de la gaîne de Schwann *s* d'un ancien tube nerveux, dont il reste des boules de myéline *m*, du protoplasma *p* et des noyaux *n*.

Fig. 3. — Tube nerveux à myéline grêle du segment cicatriciel du nerf pneumogastrique du lapin, soixante douze jours après la section. Dissociation du nerf après une macération de vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100, coloration dans une solution de picrocarminate, conservation dans la glycérine.

— *b*, bifurcation du tube nerveux au niveau d'un étranglement annulaire; *n*, noyaux des segments interannulaires (*Voy.* p. 50).

Fig. 4. — Tube nerveux du bourgeon central du pneumogastrique du lapin, cinq mois et demi après la section. — Dissociation après macération pendant vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100; coloration au picrocarminate; conservation dans la glycérine.

— *t*, tube nerveux présentant dans sa continuité un segment interannulaire *a*, court et grêle, possédant un noyau interannulaire *n*. — *t'*, fibre nerveuse sans moelle (*Voy.* p. 62).

Fig. 5. — Faisceau de tubes nerveux du segment cicatriciel du pneumogastrique du lapin, cinq mois et demi après la section. Dissociation après macération de quelques heures dans l'acide osmique à 1 pour 100, coloration au moyen du picrocarminate, conservation dans la glycérine (*Voy.* p. 54).

Ce faisceau est enveloppé d'une gaîne membraneuse H, doublée de noyaux *n*. — *t*, tubes nerveux à myéline; *r*, fibres nerveuses sans moelle.

Fig. 6. — Bourgeon central du sciatique du lapin, soixante-douze jours après la section. — Coupe transversale faite après macération pendant vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100 et action successive de la gomme et de l'alcool pour compléter le durcissement. Conservation dans la glycérine (*Voy.* p. 63).

— *a*, un ancien tube nerveux dont le calibre est maintenant occupé par un tube nerveux myélinique large *t*, et plusieurs tubes nerveux grêles, *t'*. — *b*, un ancien tube nerveux dont le centre est occupé par un tube nerveux à myéline *t*, séparé de l'ancienne gaîne de Schwann par une masse granuleuse. — *i*, un ancien tube dont le calibre contient un nombre considérable de tubes grêles à myéline, *t'*, — *cy*, un gros cylindre axe nu, situé dans l'intérieur d'un ancien tube, et à côté duquel il existe un nombre considérable de tubes nerveux de nouvelle formation de divers diamètres. — *p*, un ancien tube contenant des tubes nerveux à myéline grêles de direction variée; — *c*, tissu conjonctif de nouvelle formation.

Fig. 7. — Membrane cicatricielle réunissant les deux segments du

sciatique du lapin, quatre-vingt-dix-neuf jours après la section. — Cette membrane, après avoir été fixée sur place par aspersion avec une solution d'acide osmique à 1 pour 100, a été enlevée et traitée par l'alcool ordinaire, puis par l'alcool absolu, et enfin montée dans le baume du Canada après avoir été éclaircie par l'essence de girofle. — Observation faite à l'aide d'un faible grossissement.

F, faisceaux de tubes nerveux à myéline et de fibres sans myéline, entrecroisés dans différentes directions et présentant des bifurcations ou des anastomoses *a* (*Voy.* p. 57).

Fig. 8. — Bourgeon central du sciatique du lapin, quatre-vingt-dix-neuf jours après la section. Dissociation après macération de vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100.

Une ancienne gaîne de Schwann *s*, se terminant en cul-de-sac effilé *c*, et dans l'intérieur de laquelle se trouvent des tubes nerveux à myéline *t*, enroulés les uns autour des autres, *r*, et formant dans le cul-de-sac de la membrane de Schwann des anses *a* (*Voy.* p. 77).

Fig. 9 A. — Deux tubes nerveux à myéline du segment périphérique du nerf sciatique du lapin, quatre-vingt-onze jours après la section, isolés après macération du nerf pendant vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100 (*Voy.* p. 76).

Ces deux tubes *a* et *b* présentent des étranglements annulaires *e*, et sont enroulés l'un autour de l'autre en *r*; *n*, noyau d'un segment interannulaire.

Fig. 9 B. — Trois tubes nerveux enroulés du bourgeon central du pneumogastrique du lapin, cinq mois et demi après la section (*Voy.* p. 77).

PLANCHE III

RELATIVE A L'HISTORIQUE DE LA STRUCTURE FINE DES LAMES DE L'ORGANE ÉLECTRIQUE DE LA TORPILLE

(*L'explication des figures contenues dans cette planche est celle des auteurs.*)

Fig. 1. — Savi (pl. I, fig. 3 *de l'auteur*).

Deux des diaphragmes composant les prismes de l'organe électrique, pour montrer la distribution du réseau nerveux.

bb, diaphragme supérieur; *fff*, fibres élémentaires nerveuses, lesquelles se bifurquent et forment les mailles nerveuses dont chaque diaphragme est rempli; *aa*, diaphragme inférieur, dans lequel paraît le même réseau nerveux, disposé de la même manière; *v*, vaisseau sanguin du diaphragme (*Voy.* p. 91).

Fig. 2. — R. Wagner (fig. 9 *de l'auteur*).

Une petite portion du tissu électrique vue à un fort grossissement,

pour montrer la ramification terminale des branches de second ordre. La préparation est examinée dans l'eau, ce qui rend les rameaux terminaux plus nets et la myéline qu'ils contiennent plus granuleuse.

En *a*, on reconnaît encore le double contour de la myéline, qui se termine en *b*; la myéline devient alors granuleuse, se poursuit dans les branches *c*, *c*, *c*, et forme même en * de petits amas qui ressemblent à des noyaux; dans les plus fins rameaux, *d*, *d*, *d*, elle n'est plus nettement distincte. En *eee*, on remarque de gros noyaux, en *e'* des noyaux plus petits, en *f*, *f*, *f*, les molécules arrondies du tissu électrique (*Voy.* p. 93).

Fig. 3. — Kölliker (pl. I, fig. 1 *de l'auteur*).

Terminaison nerveuse dans l'organe électrique de la torpille ocellée (*Voy.* p. 97).

Fig. 4. — Max Schultze.

A (pl. I, fig. 3, de Schultze). — Fragment d'une lame électrique vue par sa face inférieure, à un grossissement de 1500 diamètres. La fibre nerveuse sans myéline, *a*, qui arrive dans la lame électrique, ne possède plus une gaîne nettement distincte.

B (pl. I, fig. 1, de Schultze). — Coupe transversale d'une portion d'une lame électrique d'une torpille marbrée, dessinée à un grossissement de 400 diamètres (*Voy.* p. 98).

Fig. 5. — Franz Boll (1873). (Pl. VIII, fig. 3 *de l'auteur*).

Un petit fragment d'une lame électrique, vue par sa face ventrale, pour montrer le réseau terminal et la continuité d'une fibre nerveuse très-fine avec ce réseau (*Voy.* p. 102).

Fig. 6. — Franz Boll (1876) (pl. I, fig. 5 *de l'auteur*).

Préparation faite à l'or et à l'argent. Représentation positive de la ramification terminale. La ponctuation n'est que partiellement reproduite (*Voy.* p. 106).

PLANCHE IV

Lame électrique de la torpille vue par sa face ventrale.

Cette lame a été isolée après injection interstitielle d'une solution d'acide osmique à 2 pour 100 et macération subséquente de vingt-quatre heures dans la même solution; elle est examinée dans l'eau phéniquée (*Voy.* p. 109-112).

P, tube nerveux d'origine des différentes ramifications qui ont été dessinées dans la figure; *n*, tubes nerveux à myéline, dans lesquels on distingue les étranglements *e*, les noyaux des segments interannulaires *i*, et la gaîne secondaire H, avec ses noyaux, *s*; *n'* fibres nerveu-

ses de second ordre, dépourvues de myéline ; *w*, ramifications en bois de cerf de Wagner ; *a*, ramification nerveuse récurrente d'un tube à myéline ; *c*, cellules étoilées du tissu muqueux situé entre les lames ; *r*, noyaux de la couche intermédiaire ; *g*, granulé fin correspondant à l'arborisation terminale de la lamelle nerveuse et aux granulations de la couche intermédiaire ; *v*, capillaires sanguins dont les noyaux sont distincts, et dans l'intérieur desquels se voient des globules rouges et des globules blancs du sang.

PLANCHE V

Fig. 1. — Lame électrique de la torpille, isolée après injection interstitielle d'acide osmique à 2 pour 100 et macération de vingt-quatre heures dans la même solution. Cette lame, après avoir séjourné dans l'alcool au tiers, a été traitée au pinceau de manière à dégager les différentes couches qui la constituent (*Voy.* p. 156).

a, lamelle ventrale ou nerveuse ; *b*, couche intermédiaire ; *d*, lamelle dorsale ; *c*, tissu conjonctif de soutien. — *n*, *n*, noyaux de la couche intermédiaire ; *r*, pli formé par la lamelle ventrale retournée ; *e*, cils électriques.

Fig. 2. — Lame électrique de la torpille, isolée après l'action de l'acide osmique et repliée sur sa face ventrale.

t, tube nerveux à myéline ou de premier ordre se divisant en *b*, au niveau d'un étranglement annulaire ; — *e e*, étranglements annulaires ; F, fibres nerveuses sans myéline ou de second ordre, dont on voit les ramifications en bois de cerf *c*, sur le pli de la lame P (*Voy.* p. 157).

Fig. 3. — Coupe transversale des lames de l'organe électrique de la torpille, faite après injection interstitielle d'une solution d'acide osmique à 1 p. 100, macération du fragment d'organe dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100, et action subséquente de la gomme et de l'alcool pour compléter le durcissement. — Coloration par l'hématoxyline (*Voy.* p. 158).

— *c*, tissu conjonctif qui double la face dorsale de la lame ; *d*, lamelle dorsale ; *i*, couche intermédiaire ; *v*, lamelle ventrale ; *n*, noyaux de la couche intermédiaire ; *e*, cils électriques.

Fig. 4. — Lame de l'organe électrique de la torpille isolée après injection interstitielle d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100 et macération prolongée dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100. Après coloration à l'hématoxyline, la préparation a été montée dans le baume du Canada (*Voy.* p. 152).

— *a*, ramifications terminales colorées en violet ; — *n*, noyau de la couche intermédiaire.

Fig. 5. — Terminaison d'une fibre nerveuse à myéline des lames électriques de la torpille, isolée après injection d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100 et macération pendant vingt-quatre heures dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100. — Coloration par un séjour de vingt-quatre heures dans le picrocarminate à 1 pour 100 et conservation dans la glycérine (*Voy.* p. 125).

— *g*, gaîne secondaire ; *n'*, noyau de cette gaîne; *s*, dernier segment interannulaire ; *n*, noyau de ce segment. — *cy*, cylindre axe présentant une striation longitudinale ; *a*, groupe de noyaux de la gaîne secondaire au voisinage de sa terminaison; *c*, ramification en bois de cerf ; *i*, noyaux de la couche intermédiaire.

Fig. 6. — Tube nerveux ramifié des lames électriques de la torpille, traitées par le nitrate d'argent.

a, anneaux terminaux de la gaîne secondaire (*Voy.* p. 146).

Fig. 7. — Fragment d'une lame de l'organe électrique de la torpille, traitée successivement par une solution d'acide osmique à 2 pour 100 et une solution de chlorure double d'or et de potassium à 1 pour 10 000.

L'arborisation terminale est colorée en violet; en *a*, la lamelle nerveuse est isolée, et l'on peut distinguer entre les branches de l'arborisation une lamelle unissante (*Voy.* p. 158).

PLANCHE VI

Fig. 1. — Lame connective de la cloison des prismes de l'organe électrique de la torpille, isolée après macération de l'organe dans le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100 et colorée successivement par l'hématoxyline et l'éosine. — Conservation dans la glycérine (*Voy.* p. 165).

P, P, plis formés sur ces lames par un artifice de préparation ; *c*, faisceaux connectifs; *e*, fibres élastiques ; *n*, noyaux endothéliaux.

Fig. 2. — Coupe transversale d'un des petits nerfs électriques qui cheminent dans la cloison des prismes, faite après injection interstitielle d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100 et durcissement par la gomme et l'alcool.

L, tissu conjonctif lamelleux qui unit et sépare les différents groupes de tubes nerveux ; *g*, gaîne composée de plusieurs lamelles qui enveloppe chacun des tubes nerveux ; *my*, gaîne médullaire ; *cy*, cylindre axe (*Voy.* p. 177).

Fig. 3. — Tube nerveux ramifié des lames de l'organe électrique de la torpille, altéré à la suite de la section des nerfs de l'organe (quarante-huit jours).

Dissociation des lames après macération de vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100. — Coloration par le picrocarminate à 1 pour 100; conservation dans la glycérine.

m, boules de myéline; *n*, noyaux proliférés du segment interannulaire; *n'* noyaux de la gaîne secondaire (*Voy.* p. 211).

Fig. 4. — Deux fibrilles des muscles de l'aile de l'hydrophile, colorées par l'hématoxyline. — A, après macération de vingt-quatre heures dans l'alcool au tiers. — B, dissociées à l'état frais (*Voy.* p. 227). — *a*, disques épais; *c*, disques minces; *d*, espace clair.

Fig. 5. — Portion d'un des faisceaux musculaires anastomosés de l'œsophage de la blatte orientale, fixé par l'acide osmique et coloré par l'hématoxyline (*Voy.* p. 230).

a, disque épais; *b*, disque mince; *c*, disques accessoires; *n*, noyaux musculaires.

Fig. 6. — Faisceau des muscles des pattes de l'hydrophile isolé après injection interstitielle d'alcool absolu. — La dissociation a été faite dans l'eau, et le faisceau, coloré par le picrocarminate, a été soumis ensuite à l'action de la glycérine additionnée d'acide formique à 1 pour 100 (*Voy.* p. 278).

m, faisceau musculaire; *a*, nerf qui s'y termine; D, substance granuleuse de l'éminence de Doyère; *g*, gaîne du nerf qui se confond avec le sarcolemme; *nn*, noyaux musculaires.

Fig. 7. — Muscle peaucier thoracique de la grenouille verte (*R. esculenta*), fixé au moyen de l'injection sous-cutanée d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100, détaché, placé sur la lame de verre et recouvert de la lamelle sans addition d'aucun nouveau réactif (*Voy.* p. 269).

F, faisceaux musculaires; *n*, tubes nerveux à myéline; *b*, division d'un tube nerveux en trois nouveaux tubes au niveau d'un étranglement annulaire; *a*, nouvelle division de l'un de ces tubes en deux tubes à myéline qui se terminent en *tt* à la surface d'un faisceau musculaire. — Le tube nerveux *d* présente un aplatissement causé par la pression de la lamelle recouvrante.

PLANCHE VII

Fig. 1. — Buisson terminal d'un des faisceaux musculaires du peaucier thoracique de la grenouille rousse (*R. fusca*). Le muscle a été soumis à l'action du nitrate d'argent suivant le procédé de Cohnheim (*Voy.* p. 334).

Fig. 2. — Arborisation terminale d'un faisceau musculaire de la cuisse du lézard vert. — Le muscle a été traité successivement par l'acide osmique et le chlorure d'or (*Voy.* p. 300).

a, tube nerveux, dans lequel on distingue la gaîne de Henle, H, les étranglements annulaires *e*, et qui forme à la surface du faisceau musculaire l'arborisation terminale *r*.

Fig. 3. — Faisceau musculaire d'un costo-peaucier de la couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix*), traité successivement par l'alcool, le picrocarminate et l'acide formique (*Voy.* p. 512).

a, tube nerveux afférent; *b*, noyau de la gaîne de Henle; *n*, noyaux fondamentaux; *n'*, noyaux de l'arborisation.

Fig. 4. — Un des faisceaux du gastrocnémien de la grenouille verte (*R. esculenta*) traité par le chlorure d'or, suivant le procédé de Loewit (*Voy.* p. 338).

— Le buisson terminal est vu de face; la branche mère a été déchirée, et les trois branches filles *a*, *a'* et *a''* forment chacune une portion distincte du buisson; *ttt*, tiges terminales.

Fig. 5 et 6. — Deux faisceaux musculaires du gastrocnémien de la grenouille verte (*R. esculenta*), dissociés après injection interstitielle d'un mélange d'alcool et d'acide osmique (*Voy.* p. 543).

(Dans la figure 5, les noyaux musculaires n'ont pas été représentés dans la figure *b*, quelques-uns seulement ont été reproduits.)

— *a*, tube nerveux afférent ou branche mère du buisson de Kühne; *p*, première bifurcation de ce tube au niveau d'un étranglement annulaire; *n*, noyaux de la gaîne de Henle, H; *n'*, noyaux des segments interannulaires; *nt*, noyaux des tiges terminales; *m*, noyaux musculaires; *t*, tige terminale.

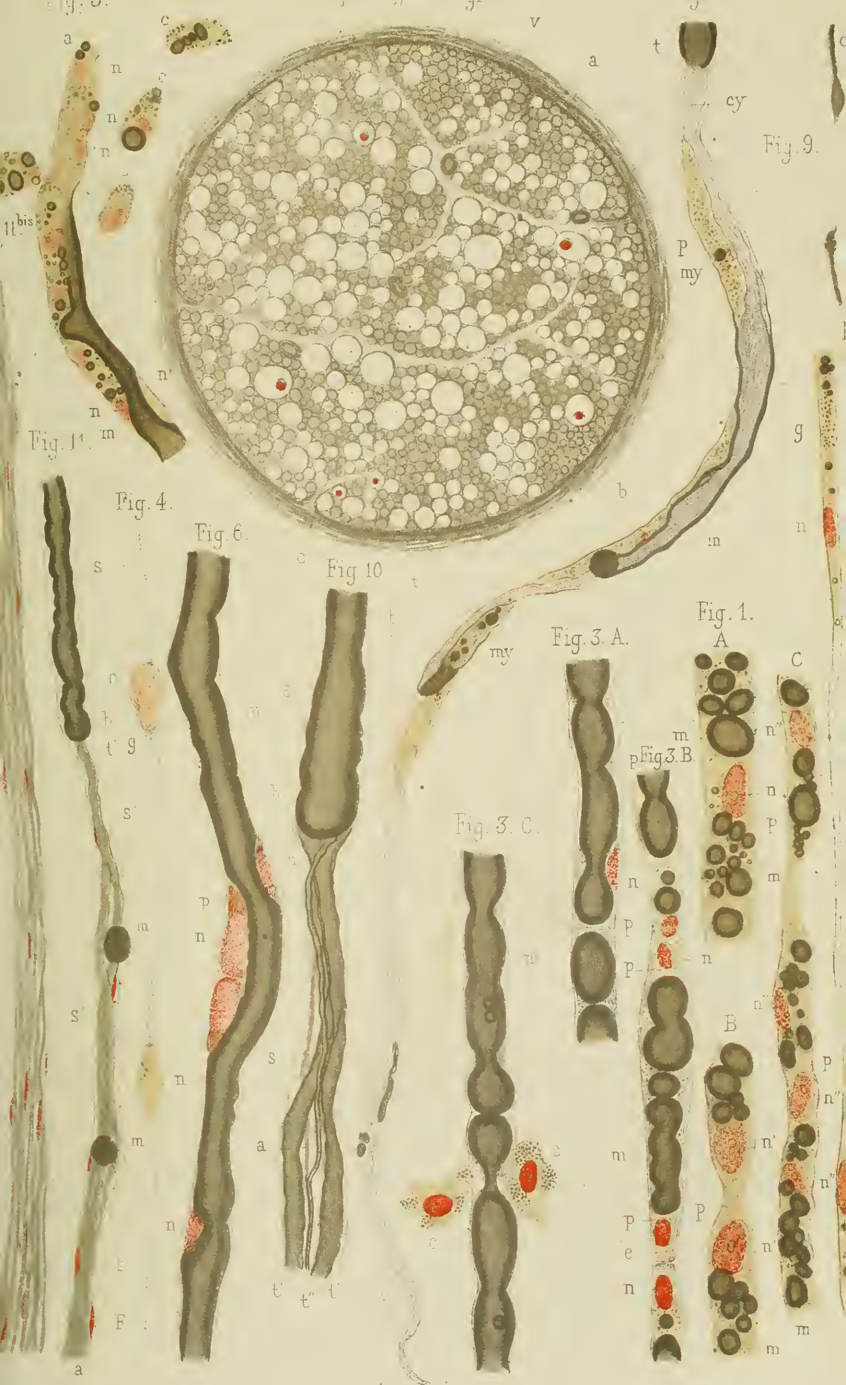
Fig. 7. — Fuseau musculaire des muscles de la cuisse du lézard vert, examiné à l'état frais sans addition d'aucun réactif (*Voy.* p. 516).

g, gaînes du fuseau; *a*, noyaux de ces gaînes; *tt*, tubes nerveux se terminant dans le fuseau; *b*, division de l'un de ces tubes en trois branches secondaires; *nn*, noyaux du faisceau musculaire au niveau de la terminaison nerveuse.

PLANCHE VIII

Fig. 1 et 2. — La même arborisation nerveuse terminale d'un faisceau primitif des muscles spinaux du lézard vert. — La figure 1 est dessinée d'après le muscle examiné dans son propre plasma sans addition d'aucun réactif; la figure 2, après l'action de l'alcool au tiers (*Voy.* p. 518). — *tt*, tube nerveux afférent; *e*, étranglement annulaire au niveau de sa première bifurcation; H, gaîne de Henle; *n*, noyaux des segments interannulaires; *a*, noyaux fondamentaux; *b*, noyaux de l'arborisation; *c*, noyaux vaginaux.

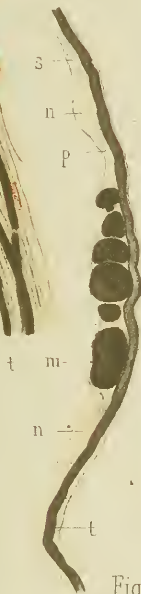
Typographie Lahure, rue de Fleurus, 9, à Paris. [19533]



Karmanski ad nat. del. et lith.

Imp. Becquet Par

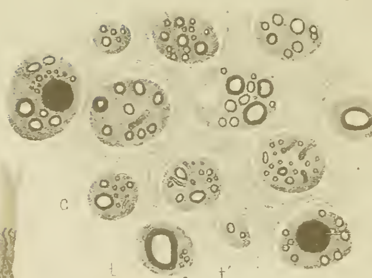






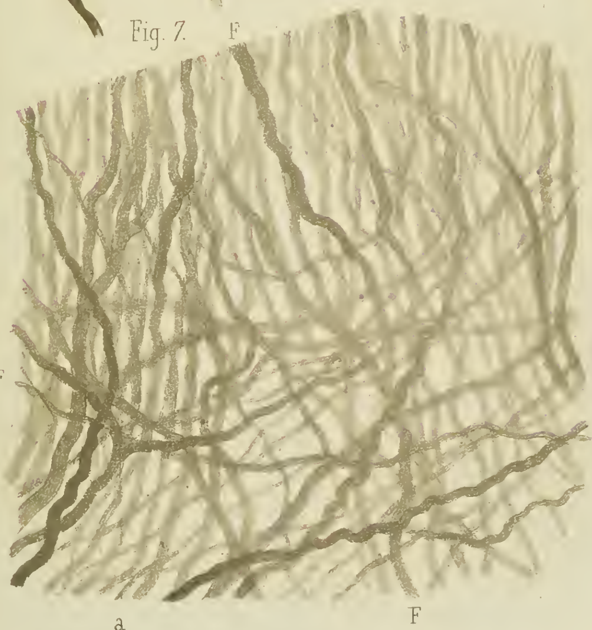












A. Karmanski ad nat. del. et lith.

Imp. Becquet Paris.

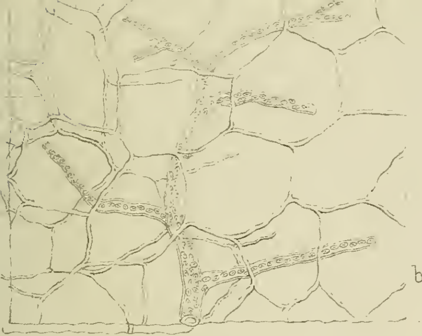




Fig. 3.

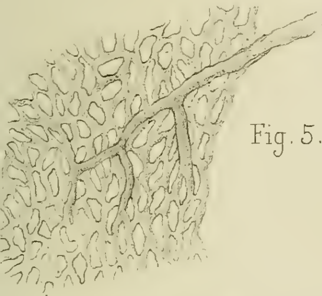
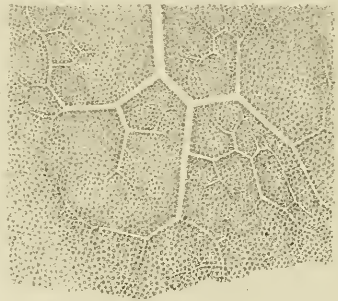
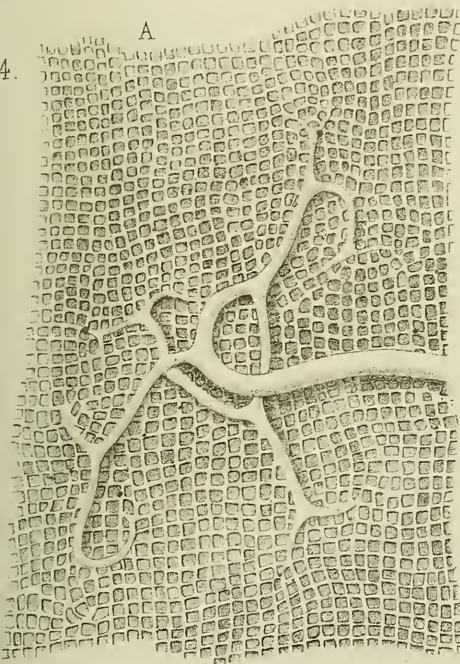


Fig. 5.



B



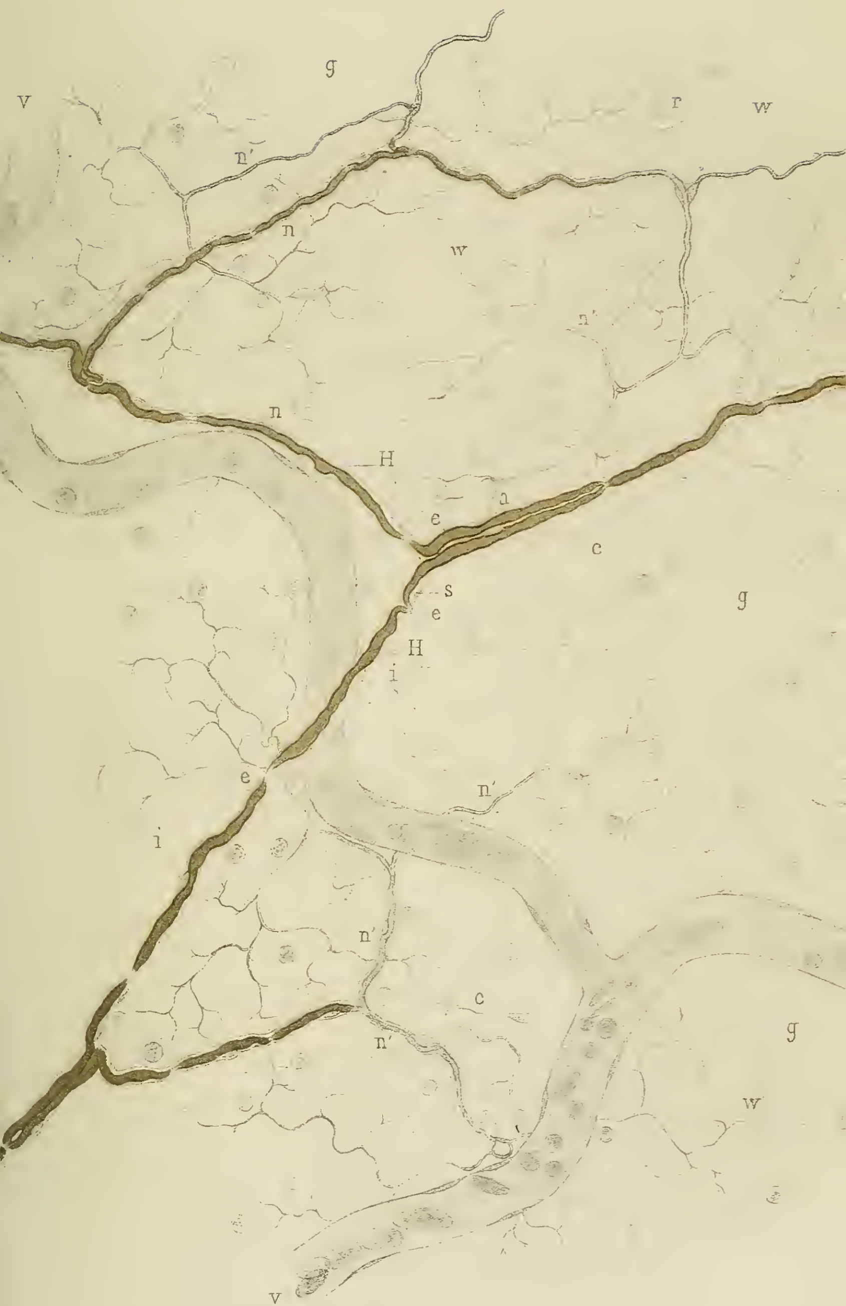
4.

Fig. 6.



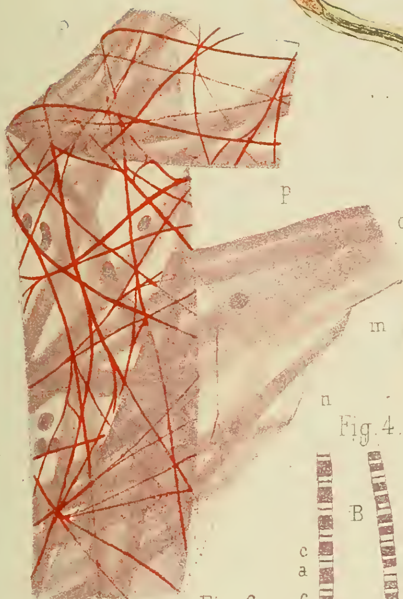
A. Karmanski ad nat. del. et lith.

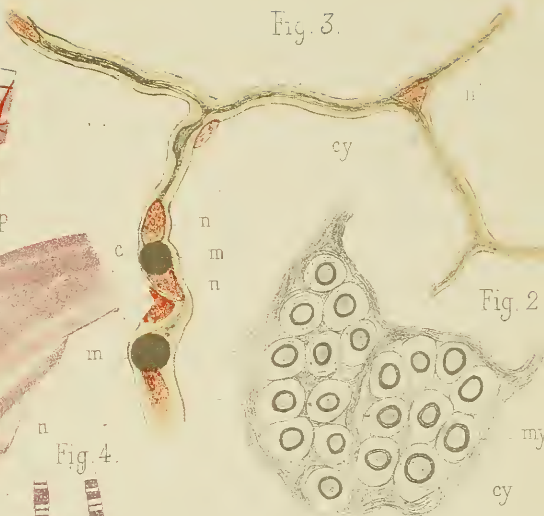
Imp. Becquet, Paris.



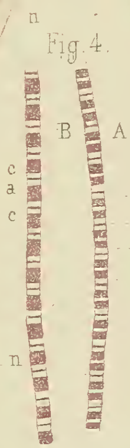
Karmanski ad nat. del. et lith.

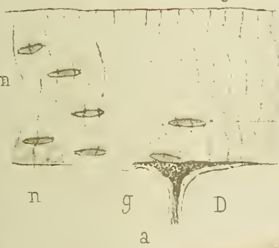
Imp. Becquet

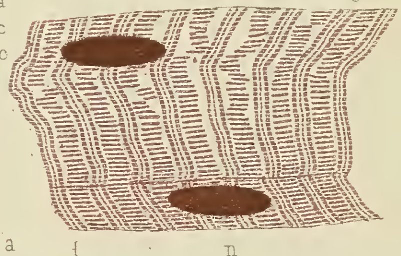














A. Karmanski ad nat. del. et lith.

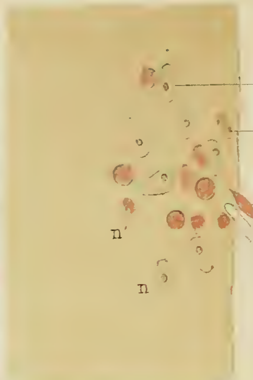
Imp. Becquet. Par

Fig. 1.

Fig. 2.



Fig. 3.



7.

Fig. 5.

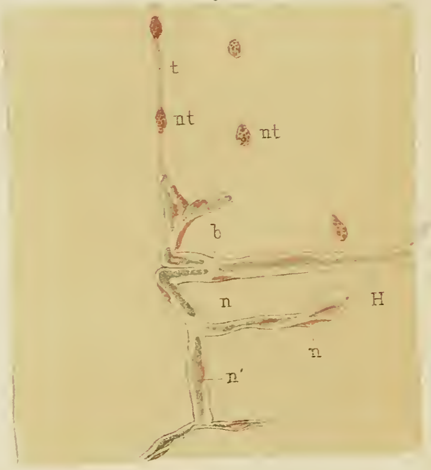
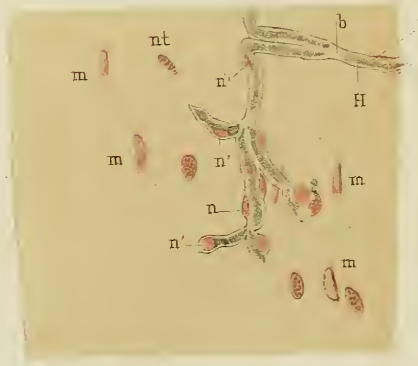


Fig. 4.

Fig. 6.



A. Karmanski ad nat. del. et lith. Imp. Becquet. Paris.

b

n

e

c

c

b

b

Fig. 2.

b

n

a

t

e

H

c

c

a

b

A. Karmanski ad nat. del. et lith.

Imp. Becquet, Paris.